v. Verfasser. 1904

AUG 1953

QL
444
D3R35
1886
Invert. Zool.

INVERTEBRATE
ZOOLOGY
Crustacea

STUDIEN

ZUR

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DES FLUSSKREBSES.

VON

HEINRICH REICHENBACH
DR. PHIL.

IN

FRANKFURT AM MAIN.

JUL 25 1988
LIBRARIES

MIT ELF QUART- UND ACHT DOPPELTAFELN IN TON- UND FARBENDRUCK.

SEINER HOCHGEBOREN

DEM

HERRN KARL AUGUST GRAFEN BOSE

ZU

BADEN-BADEN

DEM HOCHVERDIENTEN FÖRDERER DER WISSENSCHAFTLICHEN BESTREBUNGEN DER SENCKENBERGISCHEN NATURFORSCHENDEN GESELLSCHAFT

GEWIDMET

IN DANKBARKEIT UND VEREHRUNG

VON DER

SENCKENBERGISCHEN NATURFORSCHENDEN GESELLSCHAFT

ZU

FRANKFURT AM MAIN.

Vorwort.

Nahezu ein Jahrzehnt ist verstrichen, seitdem ich in meiner ersten Abhandlung „Die Embryonalanlage und erste Entwicklung des Flufskrebses“ in der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 29, die Hoffnung aussprach, bald die Fortsetzung meiner Studien herausgeben zu können. Die Pflichten meines eigentlichen Berufs als Oberlehrer der Naturwissenschaften an der Adlerflychtschule zu Frankfurt a. M., die Übernahme der von der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft veranstalteten Vorlesungen über höhere und niedere Tiere, sowie noch andere wissenschaftliche Thätigkeit verhinderten mich, meine Untersuchungen rascher zu fördern. Nur mit Unterbrechungen und durch Arbeiten während meiner Ferien war ich imstande, endlich einen relativ genügenden Abschlufs zu erreichen. Ich mufs daher bei meinen Fachgenossen die Berücksichtigung der obwaltenden Schwierigkeiten unbedenklich in Anspruch nehmen, wenn einmal etwas kürzer behandelt ist und insbesondere, wenn die Litteratur nicht so ausführlich besprochen wird, wie ich das unter andern Umständen gethan haben würde, zumal, da mir auch manche Werke nicht zugänglich waren.

Was den wissenschaftlichen Wert der vorliegenden Abhandlung wesentlich erhöht, sind die von der Meisterhand meines Freundes Wilhelm Winter in Frankfurt a. M. in wahrhaft vollendeter Weise gezeichneten Totalansichten der Embryonen auf den ersten Tafeln. Sie sind von Winter nach meinen Präparaten mittels des Mikroskops und nach meinen Skizzen, die mit Hilfe der Camera lucida gezeichnet wurden, angefertigt und dürften in technischer Hinsicht mit zu den hervorragenden Leistungen auf diesem Gebiet zu rechnen sein. Der Kenner ähnlicher Objekte aber wird ohne Weiteres die Überzeugung gewinnen, dafs auch ein tiefer gehendes, wissenschaftliches Verständnis und eine von wissenschaftlichem Interesse getragene Energie bei Herrn Winter dazu gehörte, die schwierigen Verhältnisse bis auf die Einzelheiten genau der Natur abzulauschen und zur Anschauung zu bringen. Und in der That, Winter hat mit feinem Verständnis mit mir diese Flächenansichten durchstudiert und

nichts wüfste ich auf den ersten Tafeln zu nennen, was wir nicht beide mit dem Mikroskop in übereinstimmender Weise beobachten konnten.

Auch die übrigen Tafeln sind in dem lithographischen Institut von Werner & Winter unter unserer gemeinsamen Leitung hergestellt.

Es ist eine angenehme Pflicht für mich, Herrn Winter auch öffentlich meinen Dank und meine Anerkennung zu bezeugen, die ihm auch von meinen Fachgenossen sicherlich nicht versagt werden wird.

Dr. phil. **Heinrich Reichenbach,**

Oberlehrer an der städt. Adlerflychtschule
und Dozent für Zoologie der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft
zu Frankfurt a. M.

Einleitung.

Vorliegende Studien beginnen mit den Entwicklungsvorgängen am Ei des Flufskrebses nach dem Stadium mit vollendeter Blastodermbildung, da frühere Stadien nicht zu bekommen waren. Um den Zusammenhang nicht zu stören, mufste manches, was schon in meiner ersten Abhandlung: „Die Embryonalanlage und erste Entwicklung des Flufskrebses," Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 29 — behandelt war, wiederholt werden. Manches Neue und manche andere Auffassungen werden aber bemerkt werden.

Die Behandlung der Embryonen und der Schnitte ist dieselbe geblieben, da sie allen Anforderungen Genüge leistet.

Die vorsichtig abgelösten Eier werden in viel Wasser in einem Ballon langsam auf 60—70° C. erwärmt, wobei das Chorion nicht selten platzt, ohne jedoch den Embryo zu schädigen. Alsdann werden sie auf 24 Stunden in Kaliumbichromat (1—2 %) oder in Chromsäure (0,5 %) gehärtet, 24 Stunden mit öfters zu wechselndem Wasser ausgezogen und kommen nun in Alkohol von 70 %, endlich in absoluten Alkohol.

Sprengt man durch vorsichtigen Einschnitt das Chorion, so tritt eine geronnene, feinkörnige Substanz aus, die zwischen ihm und dem Embryo sich befindet; das Chorion läfst sich nun leicht ablösen. Die Embryonalanlage wurde mit scharfem Messer aus freier Hand vom geronnenen und gut härtenden Dotter abgeschnitten, mit Pikrokarmin gefärbt, mit Wasser, Alkohol, Nelkenöl weiter behandelt und behufs Herstellung von Totalansichten in Kanadabalsam eingebettet. Der Dotter färbt sich gelb, das Protoplasma und die Kerne intensiv rot, so dafs man nach einiger Übung entzückend schöne Präparate von Totalansichten erhält, wie sie auf Taf. I—III abgebildet sind. Es stellen dieselben also flache, kuppenförmige Abschnitte vom kugligen Embryo dar, bei durchfallendem Licht gesehen. In Fig. 1 ist der Umrifs kreisrund, in Fig. 2, 3, 4, 7, 8—11 aber oval. Fig. 12 enthält den von dem Dotter abgehobenen Embryo von der Bauchseite. Das umgeschlagene Thorakoabdomen ist abgelöst und auch von der Bauchseite gezeichnet. Fig. 5 und 6, die vorzugsweise dem Gastrulations-

prozefs gewidmet sind, stellen die hintere Hälfte der Bauchplatte mit dem im Verschwinden begriffenen Urmund dar. Auf Taf. I—III erscheint der Dotter gelb; in der Mitte ist er intensiver, nach den Rändern zu heller gefärbt, da er ja hier weniger mächtig ist. Ebenso erscheint er in der Gastrulahöhle heller, denn hier ist er von dem mächtigen Entoderm verdrängt. In Fig. 9—11 wird der Dotter in der Mitte der Zeichnung heller; der Grund davon ist in der allmähligen Anhäufung von Protoplasma und Serum, sowie in dem Aufgezehrtwerden des Dotters dieser Region zu suchen. Der gelbe Dotter ist von einem zarten, roten Hauch überall bedeckt, welcher von dem Protoplasma der Embryonalzellen herrührt. Wo die letzteren näher beisammen stehen und höher geworden sind, ist der rote Überzug stärker. Die Grenzen der Zellen sind nur schwer zu erkennen; nach der Mitte zu sind sie weggelassen. Die intensiv roten Punkte von kreisrundem, ovalem oder polygonalem Umrifs sind die Zellkerne. Sie konstituieren das charakteristische Bild, lassen die orthogonalen Teilungskurven erkennen und sind die hauptsächlichsten Anhaltspunkte für die Untersuchung der Flächenansichten. Sie stehen an den meisten Stellen so dicht, dafs die Zellgrenzen nicht mehr wahrzunehmen sind. Auf den Fig. 2, 3, 4 und 7 sind mehrere Kerne in Karyokinese gezeichnet; sie sind bedeutungsvoll hinsichtlich der in der betreffenden Region herrschenden Teilungsrichtung; die an der karyokinetischen Figur erkennbare Teilungsebene entspricht der Richtung der dort verlaufenden trajektorischen Kurven. Die dickeren, leicht rot gefärbten Punkte in der Tiefe, die in den Figuren 8—12 immer deutlicher werden, sind Entodermkerne. Fig. 13 und 14, von denen letztere nach Rathke kopiert ist, sollen nur schematische, orientierende Darstellungen sein; und endlich enthält Fig. 15 nur die letzten Abdominalsegmente des ausgeschlüpften Tieres von der Bauchfläche gesehen.

Die zahlreichen Schnittserien sind nach vorausgegangener Färbung in toto mit dem Leiser'schen Mikrotom in der von mir im Archiv für mikr. Anatomie 1877 angegebenen Modifikation hergestellt. Als Einbettungsmasse wurde Paraffin verwendet und beim Schneiden die Giesebrecht'sche Methode des Aufklebens befolgt.

Die Zeichnungen sind mit der Oberhäuser'schen Camera lucida mit möglichster Sorgfalt von mir gezeichnet. Die Vergröfserung steht bei der Nummer der Figur.

Um das Studium der Abhandlung zu erleichtern, habe ich elf Stadien angenommen und sie mit den Buchstaben A bis L bezeichnet. Zwischenstadien haben zwei Buchstaben, z. B. E—F. Die Figurenbezeichnungen der Tafeln I—IV sind auf den beigegebenen Erklärungstafeln I^a — IV^a enthalten. Auf Taf. I^a — 3^a sind nur die Kerne der Embryonalzellen gezeichnet, die aber ein deutliches Orientierungsbild liefern. Die abgebildeten Schnitte

sind nun nach Möglichkeit so gruppiert, dafs die einem Stadium entnommenen immer eine Tafel füllen, die dann rechts oben die Buchstabenbezeichnung des betreffenden Stadiums trägt.

Alle Schnitte sind mit fortlaufenden Figurennummern versehen.

Auf den Tafeln I a—IV a ist die Lage der einzelnen Schnitte durch blaue Linien auf der linken Hälfte eingezeichnet; jede blaue Linie ist mit einer Nummer versehen (manchmal auch mit Unterbrechung von 5 zu 5), welche auf die betreffende Figurnummer hinweist. So bedeutet z. B. die blaue Linie 30 auf Taf. II a, Fig. 3 a den durch das Stadium C in Fig. 30 auf Taf. VI dargestellten Längsschnitt. Nicht immer sind die Schnitte vollständig gezeichnet, wie z. B. der oben erwähnte; im Interesse der Gleichmäfsigkeit habe ich aber die blauen Richtungslinien gleich grofs zeichnen lassen.

Die Querschnitte sind meist nur bis zur Medianebene angedeutet. Da derselbe Embryo nicht zugleich von der Fläche abgebildet und in Schnitte zerlegt werden kann, so ist eine absolute Genauigkeit in der Übereinstimmung des Schnittes mit dem durch seine Richtungslinie gedachten nicht überall zu erreichen gewesen. Bei allen Längsschnitten, mit Ausnahme von Fig. 217, Taf. XIV, ist links der vordere, rechts der hintere Abschnitt gelegen. Auf allen Flächenansichten und Schnitten liegt die Neuralseite oben. (Ausnahme Fig. 227, Taf. XIV.)

Die Litteraturangaben erfolgen durch Nummern, die auf das beigegebene Litteraturverzeichnis verweisen.

I. Teil.

Blastoderm, Keimblätter und Embryonalanlage.

Erster Abschnitt.

Die Eihüllen, der Nahrungsdotter und das Blastoderm (Blastosphaera).

Meine Untersuchungen beginnen mit dem Stadium, wo der Embryo eine einfache Blase aus flachen, ganz gleichartigen Zellen darstellt (Blastosphaera), welche den Nahrungsdotter umschliefst (Taf. IV b, Fig. 16). Der Embryo ist mit einer derben, zähen, meist etwas gelblichen und ziemlich durchsichtigen Haut umgeben, die keine bemerkenswerten feineren Strukturverhältnisse erkennen läfst und die man als das Chorion zu bezeichnen pflegt (*ch.*). Dieses Chorion (nach Rathke (Nr. 1) „Lederhaut") besitzt eine beträchtliche Spannung. Schneidet man es an, so reifst es von selbst weiter und rollt sich an den Rändern zusammen; beim ungehärteten Embryo veranlafst dies jedesmal ein vollständiges Zerreifsen und Unkenntlichwerden der zarten embryonalen Gewebe; der Nährdotter und die Embryonalanlage zerfliefsen und man erhält nur Fragmente, die schwer zu deuten sind. Das Chorion ist durch einen beträchtlichen Zwischenraum von dem Embryo getrennt; in diesem Raum ist bei gehärteten Embryonen eine helle Flüssigkeit enthalten, die jedenfalls zum gröfsten Teil aus der Härtungsflüssigkeit (hier also Alkohol) besteht, in der jedoch Substanzen von spezifischem Geruch gelöst sein müssen. Zuweilen trifft man darin eine flockige, gelbliche oder weifsliche, feinkörnige Masse, die zum Teil dem Embryo anhaftet und ihm manchmal ein flockiges Aussehen gibt. Es dürfte diese Gerinnung von dem Härtungsprozefs herrühren. Wegen der mit dem Härtungsprozefs unvermeidlichen Kontraktionen mache ich auch nicht viele Angaben über Gröfsenverhältnisse, zumal diese in dem klassischen Werke von Rathke (Nr. 1) mit genügender Ausführlichkeit sich finden, aufserdem aber die Gröfse der Embryonen von ein und demselben Muttertier nicht unbeträchtlich verschieden ist.

Ganz dicht auf den Blastodermzellen findet sich noch eine zweite, äufserst zarte und durchsichtige Haut von homogener Beschaffenheit (Taf. IV b, Fig. 16, *Bh*), welche entweder die Dotterhaut ist oder als die durch van Beneden und Bessels (Nr. 2) bekannt gewordene „Blastodermhaut" zu deuten sein dürfte. Auch Rathke (Nr. 1, pag. 6), beschreibt diese beiden Hüllen, während Lereboullet (No. 3, pag. 231) die feine Membran in ganz frühen Stadien nicht auffand. Weitere Literaturangaben hierüber vergl. Nr. 4, pag. 172 und 173.

Noch eine dritte Membran, die dem Chorion aufsen aufliegt, aber nicht das ganze E umschliefst, sondern nur einen mehr oder weniger grofsen Teil, ist zu konstatieren (Taf. IV b, Fig. 16, *Hm*). Sie macht die Oberfläche des Chorions rauh und geht an einer Stelle in einen Strang oder Band aus, welches sich an die Abdominalfüfse des Muttertieres anheftet. Den hyalinen Chitinfaden, der sich von einem Punkt der inneren Fläche der Eischale bis an die vier innersten Fäden jedes Lappens der medianen häutigen Platte des Schwanzanhangs des Muttertieres erstrecken soll, an welchem die Jungen nach Robin's Angabe hängen sollen, habe ich ebenso wenig wie Rathke und Huxley gesehen. (Vergl. Nr. 31, pag. 295.)

Bei durchsichtigem Chorion bemerkt man die Blastodermzellen auch in frischem Zustand (Taf. IV b, Fig. 18). Sie sind polygonal, enthalten in der Mitte den rundlichen Zellkern (*ZK*) und lassen neben dem feinkörnigen Protoplasma Nahrungsdotterelemente und Vakuolen erkennen.

Beim Anstechen der Eihaut fliefst der Inhalt aus; man erkennt neben einigen wenig Zusammenhalt zeigenden Fetzen des Blastoderms nunmehr die Elemente deutlich. Es sind folgende:

1) Zahlreiche, stark lichtbrechende Kugeln, die wie Oeltröpfchen aussehen; bei der angewandten Methode erscheinen sie auf den Schnitten durch den Dotter als kreisförmige Hohlräume (vergl. besonders Taf. VIII, Fig. 54 ff.). Während nämlich die übrigen Dotterbestandteile gerinnen, bleiben diese, wie es scheint, flüssig, werden aber hernach durch den Alkohol gelöst, so dass kugelige Lücken im gehärteten Dotter verbleiben, die dann auf den Schnitten die Löcher ergeben. Der Durchmesser dieser Oeltröpfchen beträgt 10—50 μ.

2) Eine äufserst feinkörnige, im frischen Zustand bräunliche, beim Erwärmen und Härten gelb und homogen werdende Substanz, — die Hauptmasse des Nahrungsdotters. Der Farbstoff scheint, wie schon Rathke hervorhebt (Nr. 1, pag. 5), die gleiche Natur zu haben, wie die Pigmente im erwachsenen Krebs, da er beim Erwärmen und Härten ähnlichen Veränderungen unterliegt. Die Eier werden nämlich beim Erwärmen und durch Behandlung

mit Alkohol rotgelb. Die Formverhältnisse dieser Nahrungsdottermassen sind je nach den Entwicklungsstadien verschieden. Im Eierstocksei hat der Dotter ziemlich homogene, feinkörnige Struktur; kurz vor Beendigung der Blastodermbildung ist er in pyramidenförmige Stücke angeordnet (Taf. IV b, Fig. 16, 16 a, 17), welche Rathke zuerst sah [1]); er sagt (Nr. 1, pag. 5): „In verdünnter Salpetersäure verbinden sich die Dotterkügelchen dermafsen unter einander, dafs schon nach kurzer Zeit der Dotter ein Gefüge angenommen hat, das aus lauter vom Centrum zur Peripherie gehenden und einander fest anhängenden Strahlen besteht.“ Ich werde diese Dotterpyramiden daher als die Rathke'schen bezeichnen. Sie sind von Lereboullet und Bobretzky beschrieben worden. Neuerdings werden sie von Schimkewitsch (Nr. 32), der auch einige Beobachtungen über die Furchung mitteilt, erwähnt. Sobald am Blastoderm die ersten Veränderungen vor sich gehen, zerfallen diese Pyramiden in kugelige Ballen von verschiedenem Durchmesser (Taf. V ff., *Do*); diese werden nun, wie wir sehen werden, von den Entodermzellen nach Art fressender Amöben aufgenommen (Taf. VIII, Fig. 62, *DB* und Taf. VII, Fig. 41) und bilden später innerhalb dieser abermals pyramidenförmige Massen (Taf. X, Fig. 146, *DP* II u. v. a.), die ich als „secundäre Dotterpyramiden“ bezeichnen werde. Man findet dieselben noch in den bereits ausgeschlüpften Tieren, allerdings meist im Zerfall begriffen, aber immerhin noch deutlich genug.

3) In geringerer Menge finden sich endlich noch kugelige Elemente von verschiedener Gröfse (22 μ Durchm. im Mittel); sie bestehen aus protoplasmatischer, feinkörniger Substanz und enthalten vakuolenartige Einschlüsse, die ihnen ein schaumiges Aussehen geben (Taf. IV b, Fig. 16, 16 a; Taf. VI, Fig. 30, 31 u. a., *w. D.*); ich habe sie als weifse Dotterelemente bezeichnet. Sie liegen entweder dicht unter dem Blastoderm oder im Centrum des kugligen Eies und verschwinden sehr bald.

In dem ausgeflossenen, frischen Dotter findet man auf diesem Stadium, hier und da auch noch später, ganz regelmäfsig ein kugliges Gebilde von 208 μ Durchmesser, mit scharfen Konturen und rings von protoplasmatischer Substanz umgeben; auch auf Schnitten kann man es nachweisen (Taf. IV b, Fig. 16 und 16 a, *C*). Im Innern desselben finden sich Vakuolen und Oeltröpfchen, aber auch Dotterballen; ich nenne es Centralkörper, ohne jedoch über seine Bedeutung irgendwie mit Bestimmtheit mich äufsern zu können. In Nr. 4, pag. 128, erinnerte ich an den sogenannten Dotterkern der Arachniden, ein fragwürdiges Gebilde, dessen Bedeutung auch durch Schütz (Nr. 5) nicht ermittelt wurde. Schütz suchte

---

[1]) In Nr. 4, pag. 173, steht irrtümlich, Lereboullet habe diese Dotterpyramiden zuerst gesehen.

Mitte September in Eierstockseiern des Flufskrebses nach dem Centralkörper, während ich ihn fand in Eiern mit ausgebildetem Blastoderm im März. Schütz fand natürlich im Eierstocksei das Keimbläschen, welches nach ihm eine frappante Ähnlichkeit mit der von mir in Nr. 4 gegebenen Abbildung des Dotterkerns (?) haben soll (Nr. 5, pag. 11). Ich kann nun keine weiteren Ähnlichkeiten als die Kugelform beider Gebilde konstatieren und möchte mich nur gegen die Meinung verwahren, als ob ich einem Embryo mit fertigem Blastoderm, der schon weitergehende Differenzierungen erkennen läfst, das Keimbläschen noch vindiziert hätte. Schimkewitsch (Nr. 32) erwähnt auch den Centralkörper und deutet denselben, wie ich ebenfalls, als Dottermasse, die an der Pyramidenbildung keinen Anteil nimmt, als ungefurchten Dotter. Für diese Ansicht sprechen auch die mit protoplasmatischer Substanz umgebenen Dotterballen in der Umgebung des Centralkörpers (Taf. IV b, Fig. 16 und 16 a). Die in diesen Figuren abgebildeten Schnitte lassen nun die Verhältnisse der primären oder Rathke'schen Dotterpyramiden im Längsschnitt deutlich erkennen, während Fig. 17 die Querschnitte derselben enthält. Letztere erscheinen polygonal, meist sechseckig, und sind von einander durch Zwischenräume getrennt, die durch den Härtungsprozefs entstanden zu sein scheinen; dafür sprechen die von den gelösten Fettkugeln herrührenden Hohlräume, von denen häufig ein und derselbe zu zwei benachbarten Pyramiden gehört. Die nach der Peripherie zu gerichteten Grundflächen der Pyramiden sind von einer flachen, kernhaltigen Blastodermzelle bedeckt, während ihre Spitzen nach dem Centrum der Kugel zu gerichtet sind und in eine Protoplasmaanhäufung tauchen. Dieses Protoplasma zieht auch etwas an den Seitenflächen der Pyramiden nach der Basis zu, ohne jedoch die ganze Pyramide einzuhüllen. Nach Schimkewitsch (Nr. 32) soll die Segmentierung des Dotters nach Beendigung der Protoplasmasegmentierung beginnen. Jedenfalls aber ist der Umstand von Bedeutung, dafs die Zahl der Blastodermzellen derjenigen der Pyramiden entspricht, dafs mithin die letzteren in engem Zusammenhang mit den ersteren stehen. Es steht somit zu vermuten, dass ähnliche Prozesse obwalten, wie wir sie besonders durch Ludwig (Nr. 6) von einigen Arachnideneiern kennen. Bemerkenswert in dieser Hinsicht sind die Verhältnisse in der Nähe des Centralkörpers; er ist umgeben von feinkörnigem Protoplasma, weifsen Dotterelementen und kugeligen Plasmamassen, welche gelb gefärbte Nahrungsdotterballen enthalten. Unter Berücksichtigung dieses Umstandes kann also behauptet werden, der fragliche Centralkörper sei nichts weiter, als ein Rest ungefurchten Dotters, der einfach nicht in die Pyramiden aufgenommen wurde. Rätselhaft bleibt immerhin sein konstantes Vorkommen und die Leichtigkeit, mit der man ihn im zerfliefsenden Dotter auffindet.

Während Rathke diese Dotterpyramiden nur vorübergehend erwähnt (Nr. 1 pag. 5), beschreibt sie Lereboullet ausführlich und bildet sie ab. (Nr. 3 pag. 238 ff. Fig. 16 u. 17.) Auch den Centralkörper mufs er gesehen haben (Nr. 3 pag. 234). Er fafst die Segmentation des Nahrungsdotters als einen von der Furchung vollständig verschiedenen, selbständigen Prozefs auf. Bobretzky (Nr. 8 pag. 195) erwähnt sie gleichfalls. Ausführlicher beschreibt er sie bei Palaemon (Nr. 4), wo Eier mit 128 oberflächlichen Segmenten die Pyramiden deutlich zeigten; die Spitzen dieser Pyramiden ragen aber nicht, wie bei Astacus, in eine Protoplasmaanhäufung, sondern vereinigen sich mit dem körnigen Dotter zu einer gleichförmigen Masse. Nach Häckel (Nr. 9 pag. 447) findet sich bei Peneus nichts derartiges.

Die Rathke'sche Angabe, die Keimhaut, also das Blastoderm, entstehe nur an einer bestimmten Stelle des Eies und sei mithin nicht über die ganze Fläche ausgebreitet, ist irrtümlich; es gelingt eben nur sehr schwer, ohne die üblichen Tinktionsmittel das Blastoderm überall nachzuweisen. Im weiteren Verlauf der Entwicklung zerfallen nämlich die Nahrungsdotterpyramiden in rundliche Ballen und Schollen, das Blastoderm löst sich etwas vom Dotter los und wird an bestimmten Stellen etwas dicker, indem hier die Zellen höher und dichter werden. Es legt sich also ein Primitivstreifen an, den Rathke weiter untersuchte, ohne zu beachten, dafs auch der übrige Teil des Blastoderms bestehen bleibt und späteren Veränderungen unterliegt.

Zweiter Abschnitt.

Die Entwicklung der Keimblätter, die Bildung des Keimstreifens und die ersten Anlagen der Organsysteme.

Diese Entwicklungsperiode läfst sich gut abgrenzen durch die deutliche Anlage der Naupliusextremitäten. Im Naupliusstadium, Taf. III, Fig. 9, ist die Entwicklung der Keimblätter zu einem gewissen Abschlufs gelangt und die wichtigsten Organsysteme lassen sich in ihrer Anlage erkennen. Auch zeigt der Embryo auf dieser Stufe eine Cuticularhülle von zarter Beschaffenheit. Sie kann wohl nicht die am Eingang erwähnte Blastodermhaut sein, sondern ist höchstwahrscheinlich eine Neubildung. Deutlich wahrnehmbar ist sie erst in der Naupliusperiode; man findet eine ähnliche Haut in allen folgenden Stadien, wobei mir rätselhaft bleibt, dafs sie die länger werdenden, mit vielen Anhängen versehenen Extremitäten

und das herauswachsende Abdomen dicht bekleidet und oft genug schwer zu entfernen ist. Man wird eben doch wohl Häutungen und Resorptionen der alten Häute während der Embryonalperioden annehmen müssen.

Bei der Schilderung der Entwicklungsprozesse der fraglichen Periode unterscheide ich der besseren Uebersicht halber 6 Stadien, die ich mit den Buchstaben *A* bis *F* bezeichne.

Stadium A.

Embryo mit Entodermscheibe, Mesodermkeim, Kopflappen und Thorakoabdominalplatten.

(Taf. I, Fig. 1. Taf. I[a], Fig. 1[a]. Taf. V, Fig. 19.)

Der Embryo stellt eine annähernd kuglige, überall geschlossene und bis auf eine Stelle einschichtige Zellenblase dar; die Elemente sind pflaster-epithelartig mit deutlichem, rundem Kern und einem oder mehreren Kernkörperchen und überziehen im Präparat wie ein leichter rötlicher Hauch den gelb gefärbten Nährdotter, der zuweilen noch Spuren von Pyramidenbildungen zeigt, die aber von der Fläche nicht wahrnehmbar sind. An einer Stelle der Kugel, der zukünftigen Neuralseite, haben die Zellen einen anderen Charakter; sie stehen dichter, sind höher und zeigen in symmetrischer Verteilung bestimmte Anordnung. Sie bilden die Bauchplattenanlage und das Entoderm. Vergleiche bes. Fig. 1.

Der Schwerpunkt des ganzen Embryos liegt nun nicht im Centrum der Kugel, sondern in der der Bauchplatte entgegengesetzten Halbkugel; daher kommt es, dafs, wenn man die Embryonen im Chorion eingeschlossen in Wasser bringt, die Bauchplatte immer nach oben sich stellt. Rathke (Nr. 1, pag. 11) gibt an, die Bauchplattenanlage sei an dem angehefteten Ei immer dem Muttertier zugewandt, er vermutet sogar eine gewisse Wechselwirkung zwischen Mutter und Embryo, wodurch die Ablagerung der „Keimscheibe“ bedingt werde. Dies braucht man also nicht anzunehmen; das oben angeführte physikalische Moment erklärt das fragliche Verhalten zur Genüge.

Wie bemerkt, ist die Bauchplatte ausgeprägt symmetrisch. In der vorderen Partie liegen die beiden Kopflappen (*KL*). Sie bestehen aus dichter stehenden, höheren Zellen mit gröfseren Kernen; die Zellgrenzen sind von der Fläche schwer sichtbar. An den Kernen bemerkt man polygonale Umrisse; es scheint, dafs sie hier aufeinander drängen; dies mag auch zum Teil der Grund für ihre höchst bemerkenswerte Anordnung sein; sie stehen nämlich keineswegs in buntem Durcheinander — man versuche nur nach dem Mikroskop

die Kerne zu zeichnen, man wird nicht zum Ziel gelangen, wenn man nicht nach einem bestimmten Gesetz verfährt, welches allerdings nicht sofort zu erkennen ist. Man wird aber in der Mitte der Anlage ein paar Kerne (*AE*) bemerken; um diese gruppieren sich die übrigen in annähernd konzentrischen Kreisen und in annähernd radiärer Anordnung — kurz, wir haben hier die durch Sachs, Schwendener und Rauber bekannt gewordene Anordnung von embryonalen Zellen in orthogonalen Kurvensystemen, die wir auch in der Umgebung der Bauchplatte und in dieser selbst wieder auffinden. (Vergl. Litteraturverzeichnis Nr. 10 u. 11 u. a.) Freilich sieht man nicht auf den ersten Blick, dafs das erwähnte Gesetz hier sich bestätigt und auch Winter war anfangs zweifelnd, bis er anfing zu zeichnen, wo er sich denn bald von der Richtigkeit meiner Auffassung überzeugte. Eine grofse Schwierigkeit lag darin, das Allzuregelmäfsige und Schematische beim Zeichnen zu vermeiden, die aber sehr glücklich überwunden wurde.

In der Mitte der Kopflappen liegen ein paar gröfsere, hellere Zellen (*AE*), die auch in den folgenden Stadien sichtbar sind. Sie werden zur Augeneinstülpung, welche in der Entwicklung des Facettenauges eine wichtige Rolle spielt; sie liefert die Elemente der Retinulae. Nach aufsen und vorn von diesen liegen mehrere Zonen von charakteristischen Elementen, die sich meist durch ihre langelliptischen Kerne erkennen lassen; sie sind mit *KK* bezeichnet. Auch sie lassen sich durch die übrigen Stadien verfolgen und liefern ebenfalls Augenbestandteile; ich bezeichne diese Elemente zunächst als Krystallkegelzellen.

Nach hinten und etwas nach innen von den Kopflappen liegen wieder zwei Zellplatten (*Th. Abd.*), von ersteren und von einander durch anscheinend indifferente Embryonalzellen geschieden. Diese beiden Zellplatten stellen die Anlage des gesamten Thorax und des Abdomens dar; ich bezeichne sie daher in der Folge als Thorakoabdominalanlage; auch bei ihnen sind die trajektorischen Kurven von Sachs und Schwendener zu erkennen. Hier haben wir in den karyokinetischen Figuren ein Kriterium für die Richtigkeit meiner Auffassung — ein Umstand, auf den ich durch Rauber's wichtige Abhandlung (Nr. 11) aufmerksam wurde. Ich habe die karyokinetischen Figuren genau nach dem Präparat, aber bei der gegebenen Vergröfserung etwas schematisiert zeichnen lassen; die Stellung der Längsachse des Ovals, die Aequatorialplatte, sowie die Tochtersterne lassen auf die Teilungsebene der Zelle schliefsen. Die Lage dieser Ebene folgt nun immer dem Trajektoriengesetz und gab wichtige Anhaltspunkte für das Zeichen der übrigen Kerne. Es ergeben sich für die Thorakoabdominalplatten als Trajektorien konzentrische Kreise, welche durch Radien geschnitten werden.

Hinter diesen Platten liegt nun in der Mitte und in der hintersten Region der ganzen Anlage eine fünfte grofse Zellenplatte (*Ent. H*), die ich als Entodermscheibe bezeichne. Sie besteht aus zahlreichen, sehr dicht stehenden, offenbar in lebhaftem Teilungsprozefs befindlichen Elementen, die die gleiche Anordnung zeigen, wie die oben beschriebenen Platten. Sie wird nach aufsen von einer einen Kreis bildenden Zone von Zellen begrenzt, die alle in Karyokinese sich befinden; die überall erkennbare Teilungsebene steht nach dem Trajektoriengesetz entweder radial oder tangential; diese Zone lebhafter Proliferation bezeichnet die Stelle, wo in den folgenden Stadien eine Falte erkennbar ist, die beim Gastrulationsprozefs eine bedeutende Rolle spielt. Die ganze von der Teilungszone umschriebene Platte sinkt in der Folge in die Tiefe, liefert das Entoderm und wurde daher als Entodermscheibe bezeichnet. Zwischen letzterer und den Thorakoabdominalplatten ist noch eine symmetrisch gelegene aus grofsen und kleinen Elementen bestehende Zone zu konstatieren, die nicht mehr alle in einer Schichte, also nicht mehr in der Kugeloberfläche liegen; vielmehr erscheinen einige besonders grofse in die Tiefe gedrungen. Es ist diese nicht mehr ganz einschichtige, vor der Entodermscheibe gelegene Zone die Ursprungsstelle des Mesoderms. Da ich nun nicht im Stande war, Entoderm und Mesoderm scharf von einander abzugrenzen, so bezeichnete ich die fragliche Zone in Fig. 1ª mit $\left\{ \begin{matrix} Ent. \\ Mes. \end{matrix} \right.$ Der Längsschnitt, Taf. V, Fig. 19, gibt noch weiteren Aufschlufs über diese wichtige Stelle. Ich habe nur einen Schnitt durch das Stadium A abgebildet, da die übrigen nichts wesentlich Verschiedenes erkennen liefsen; derselbe, Fig. 19, zeigt aufser dem pflasterepithelartigen Ectoderm (*Ect.*) die Entodermscheibe (*Ent.*), vor derselben die fragliche Mesodermzone (*Mes.*) und weiter nach vorn dichter stehende Ectodermelemente, die nach der Thorakoabdominalanlage ziehen; letztere ist nicht mehr gezeichnet. Dicht unter den sämtlichen Zellen liegt feinkörnige, protoplasmatische Substanz, die ich in der Folge als Serum bezeichnen werde. Unter diesem Serum liegt dann der Nährdotter mit seinen rundlichen Ballen und Schollen und den Hohlräumen, in welchen die Fetttröpfchen lagen. Die Entodermelemente sind gröfstenteils hohe Cylinderzellen, meist mit elliptischem Kern, dessen Längsachse nach dem Centrum der Kugel gerichtet ist; an einigen Stellen haben sich bereits einige Zellen losgelöst und liegen nach dem Dotter zu. An der vordersten Region aber liegen grofse, rundliche Zellen mehrfach übereinandergehäuft, mit grofsen Kernen versehen und in losem Zusammenhang. Es sind dies Mesodermzellen (*Mes.*). Einige von ihnen liegen auch weiter nach vorn. Die Beschaffenheit, besonders die Gröfse der obersten Lagen läfst schliefsen, dafs hier lebhafte Teilungsprozesse stattgefunden haben, deren Resultat die aufgehäuften Mesodermzellen darstellen.

Es ist mir trotz vielfacher Bemühung nicht geglückt, die mehrfach von Kowalevsky, Rabl und Hatschek beobachteten Urzellen des Mesoderms nachzuweisen. Ich habe allerdings mehrfach Mesodermelemente von grofsen Dimensionen und annähernd symmetrischer Lagerung am vorderen Urmundrand gefunden, so z. B. in Taf. II, Fig. 3, ebenso in Taf. V, Fig. 23, 24, sowie Taf. VI, Fig. 30, kann aber nicht mit Bestimmtheit darthun, dafs dies die genannten Urzellen sind.

Aus den oben geschilderten Verhältnissen geht hervor, dafs das Mesoderm an der vorderen Region der Entodermscheibe seinen Ursprung nimmt, dafs aber die Abstammung seiner Mutterzellen hier nicht sicher auszumachen war.

Der Embryo vom Stadium A zeigt also auf seiner Neuralseite 5 Platten, von denen eine hinten median, die andern zu je zwei nach vorn und weiter nach aufsen liegen. Erstere verschwindet in der Folge von der Oberfläche und gibt dem Entoderm, dem Mesoderm und ihren Derivaten den Ursprung. Die letzteren, samt den übrigen, anscheinend indifferenten Blastodermzellen stellen demgemäfs das Ectoderm dar. Man kann sagen, das ganze, die Bauch- und Entodermplatte umgebende, den Nahrungsdotter umschliefsende, überall einschichtige Blastoderm gibt später Seiten und Rücken des Thorakalschildes und spielt in diesen frühen Entwicklungsperioden die Rolle eines Dottersackes, in welchem das Material aufgespeichert ist, aus dem allmählig das Tier sich aufbaut.

Von Wichtigkeit erscheint ferner noch der Umstand, dafs wir bereits hier das definitive Schicksal einzelner Regionen angeben können, so die Augeneinstülpung (*AE*), die Krystallkegelzellen (*KK*) die Mitteldarmanlage (*Ent.*) etc. Wir müssen also hier auf spezifische Verschiedenheiten von hohem Grade bei den anscheinend ganz gleichartigen Embryonalzellen schliefsen. Sie müssen physikalische und chemische Eigenschaften implicite besitzen, die sie zu ihren späteren Leistungen befähigen.

Stadium B.

Embryo mit halbkreisförmiger Gastralfurche.

(Taf. II, Fig. 2. Taf. II[a], Fig. 2[a]. Taf. V, Fig. 20 bis 24.)

Hier wie in den nächstfolgenden Stadien beschränken sich die Veränderungen auf die Bauchplatte, während die übrigen Regionen höchstens eine Vermehrung der Zellen zeigen.

Zunächst fällt auf, dafs die Dimensionen der Bauchplattenanlage sich nicht unerheblich verringert haben. Die Kopflappen (*KL*) sind gröfser geworden und sind der Medianlinie

und den Thorakoabdominalplatten näher gerückt. Auch diese haben sich etwas vergrößert und sind nach der Mitte zu gerückt; die Stellung und Dichte der Zellen weist darauf hin, daß sie sich bald in der Mitte und mit den Kopflappen vereinigen werden. Die letzteren lassen die Augeneinstülpung (*AE*) und die Krystallzellen (*KK*) unterscheiden; Stellung der Kerne und einige karyokinetische Figuren weisen auf das Trajektoriengesetz hin. Das gleiche gilt von den Thorakoabdominalplatten (*Th. Abd.*).

Die ringförmige Zone mit Teilungsfiguren um die Entodermscheibe (*Ent. H*) des vorigen Stadiums ist verschwunden. An ihre Stelle ist in der vorderen Region derselben eine halbkreisförmige, ganz flache Furche oder Falte entstanden (*Ent. F*), deren oberer, vorderer Rand sich deutlich von der Fläche abhebt, während die seitlichen Ränder sanft nach hinten zu in die kuglige Oberfläche verlaufen. Am vorderen Rand liegen die Zellen mehrfach übereinander, wodurch eine leichte Aufwulstung bedingt ist. Die Faltenbildung nebst dem Aufeinanderdrängen der Zellen in den übrigen Bauchplattenpartien lassen die auffallende Verringerung der Größenverhältnisse, die in den späteren Stadien noch erheblicher wird, erklärlich erscheinen.

Die Längsschnitte, Fig. 20—24, finden sich auf Taf. V und sind ein und derselben Serie entnommen. Fig. 24 enthält den Medianschnitt. Alle zeigen den Dotter, das auf demselben befindliche, feinkörnige Serum und die Bauchplattentheile.

Die Kopflappen (Fig. 20—23 *KL*) bestehen aus überall einschichtig angeordneten Cylinderzellen mit kugligen oder ellipsoidischen Kernen. Nur in Fig. 22 zeigt sich die Tendenz, mehrschichtig zu werden. Ähnliche Verhältnisse bieten die Thorakoabdominalplatten (Fig. 21—23 *Th. Abd.*), wo die beigefügte Klammer die ungefähre Begrenzung andeuten soll. Die Entodermscheibe in Fig. 21 bis 24 hat vorn das Bestreben, eine Falte zu bilden (*Ent. F*); diese Entodermfalte erscheint noch etwas flacher, wie in dem von der Fläche abgebildeten Embryo. Das Entoderm besteht vorzugsweise aus aufserordentlich hohen Zellen, die sich an mehreren Stellen übereinander schieben und das Bestreben verraten, in die Tiefe zu dringen. Vor der Entodermfalte liegt der Mesodermkeim (*Mes.*), aus einigen sehr grofsen und mehreren kleinen, in losem Zusammenhang stehenden Zellen gebildet. Ihre Formen- und Größenverhältnisse weisen auf Ablösungsprozesse von den äufseren Blastodermzellen hin, die an der vorderen Urmundfalte (*Ent. F*) gelegen sind. Denn hier finden sich auffallend kleine Elemente. Besonders bemerkenswert sind die grofsen Mesodermzellen der Fig. 22 und 23, die an die Urzellen des mittleren Blattes erinnern.

Stadium C.

Embryo mit ringförmiger Gastralfurche.

(Taf. II, Fig. 3. Taf. II[a], Fig. 3[a] und Taf. VI, Fig. 25—33.)

Die Bauchplatte hat annähernd die gleichen Gröfsenverhältnisse wie Stadium B, zeigt aber die Tendenz, eine herzförmige Gestalt anzunehmen. Der rötliche Hauch, der den gelben Dotter überzieht, und dem tingierten Protoplasma der Embryonalzellen seinen Ursprung verdankt, wird dichter und dichter, nicht nur an den einzelnen Regionen der Bauchplatte, sondern auch in den dazwischen und in der Umgebung liegenden Partien. Die roten Kerne sind zahlreicher geworden, drängen einander und nehmen entsprechend den Druckrichtungen unregelmäfsig polyëdrische Formen an. Damit im Zusammenhang steht das Vorhandensein einer erheblichen Menge von karyokinetischen Figuren, die überall zerstreut in der Bauchplatte liegen. Sehr gut läfst sich die Lage der Teilungsebenen als entsprechend den Trajektorien nachweisen. In den Kopflappen sieht man die konzentrischen, kreisähnlichen Kurven, welche von radiär verlaufenden durchschnitten werden; das gleiche gilt von den Thorakoabdominalplatten und von der in die Tiefe gesunkenen Entodermscheibe (*Ent. H*). Es bilden sich aber auch neue Trajektoriensysteme zwischen Kopflappen und Thorakoabdominalplatten aus; an mehreren Stellen sieht man parallel geordnete, dichter gestellte Kerne, deren Anordnungskurven den Kurven der Thorakoabdominalplatten ähnlich sind, aber von anderen, von den Augeneinstülpungen (*A E*) herziehenden Kurven durchkreuzt werden. Die Zellen aus den benachbarten, seitlichen, früher indifferent scheinenden Ectodermpartien, welche allmählich in die Bauchplattenanlage einbezogen werden, scheinen hinsichtlich ihrer Anordnung den in der Bauchplatte selbst herrschenden Zug- und Druckverhältnissen unterworfen zu sein. Ihre Kerne umziehen in leichten, nach den Seiten, resp. nach vorn und hinten konvexen Kurven die bezüglichen Abschnitte; besonders schön erkennt man dies an den nach aufsen und hinten gelegenen Teilen der Thorakoabdominalplatten. Noch deutlicher wird dies in den folgenden Stadien. Eine relativ indifferente Partie liegt zwischen den beiden Kopflappen. In diesen sind wenig Veränderungen wahrnehmbar; sie sind nun durch eine Brücke hoher und dicht stehender Zellen mit den Thorakoabdominalplatten verbunden. Letztere haben sich in der Medianlinie vereinigt und lassen in ihrer hinteren und mittleren Partie einen zusammenhängenden Zug etwas von der Kugelfläche erhobener Zellen deutlich erkennen. Beide Platten hängen also hier durch eine leichte Falte zusammen, die ich als Thorakoabdominalfalte (*Th. Abd. F*) bezeichne. Erhebliche Veränderungen läfst die Region

der Entodermscheibe erkennen. Die früher halbkreisförmige Falte ist zu einer ovalen, ringförmigen geworden. Die Entodermscheibe *(Ent. H)* des Stadiums B ist schräg nach vorn und unten eingesunken. Das Centrum derselben ist noch deutlich sichtbar und liegt auf einer hügelartigen Erhöhung „Entodermhügel“ (*Ent. H*). Die Entodermfalte, in Fig. 3ª durch eine punktierte, blaue Linie bezeichnet, ist nämlich nach vorn, nach den Seiten und in die Tiefe gerückt; am hinteren Rand ist anfangs nur wenig von der Falte zu bemerken. Gleichzeitig haben sich aber die äufseren, seitlichen Faltenränder nach der Mittellinie zu einander genähert, so dafs der Längsdurchmesser der Entodermscheibe wenig, der Querdurchmesser aber beträchtlich verkleinert erscheint. Der Gastrulamund stellt also anfangs eine kreisförmig angelegte, später aber ovale Öffnung dar, deren schmaler Teil vorn liegt. Die Gastrulaeinstülpung beginnt mit einer halbkreisförmigen Falte und wird dann zu einem vorn tieferen Säckchen, dessen Boden etwas erhöht erscheint (*Ent. H.*). Am vorderen etwas geradlinig und quer verlaufenden Urmundrand liegen in der Tiefe zwei grofse Mesodermzellen (Urzellen des Mesoderms?).

Hinsichtlich der Formen des Urmundes will ich bemerken, dafs, wie auch beim Hühnchen u. a., die ersten Stadien sehr variabel sind und es sich wesentlich darum handelt, aus einer gröfseren Zahl von mehr oder weniger abweichenden Formen das allen Gemeinsame als typisch zu erkennen und einen besonders typisch entwickelten Embryo herauszufinden. Jedenfalls aber haben wir es nicht etwa mit Mifsbildungen zu thun, da alle die von mir gesammelten Embryonen von dem nämlichen Fundort[1]) stammen und ich von späteren Stadien ganz selten Mifsbildungen auffinden konnte. Im Anschlufs hieran sei noch erwähnt, dafs auch spätere Stadien bei gleicher Entwicklungsstufe nicht unerhebliche Verschiedenheiten hinsichtlich der Schönheit der Formen und der Gröfsenverhältnisse, sowie des Ebenmafses und der Zellenzahl erkennen lassen. So besitze ich einen Embryo des Naupliusstadiums von schönen Formen und gut entwickelten Extremitäten, der aus auffallend wenig Zellen von so grofsen Dimensionen besteht, dafs seine Gröfse von der anderer Embryonen des gleichen Stadiums nicht abweicht. Die Formen eines werdenden Individuums hängen also nicht lediglich ab von einem mit bestimmter Intensität ablaufenden Vermehrungsprozefs der Zellen und dem dadurch bewirkten Zug und Druck, wie wir oft genug annehmen und auch in der Beschreibung von Entwicklungsprozessen als Grund anführen, sondern es müssen in der That formgestaltende Faktoren, zunächst unabhängig von

[1]) Schimmel's Teich in Leipzig.

dem Vermehrungsgrad der Zellen mitwirken. Dies spricht sich auch in dem Vorhandensein der Trajektorien aus und in ihrem oft merkwürdigen Verlauf, den Winter so treffend auf den Flächenbildern der Embryonen nachgeahmt hat.

Von dem Stadium C sind auf Taf. VI sieben Längsschnitte, Fig. 25—31, von denen Fig. 30 der Medianschnitt ist, und zwei Querschnitte, Fig. 32 und 33, abgebildet, die manche der aufgestellten Behauptungen noch näher begründen werden. Die Kopflappen (*K L*) sind in Fig. 25—29 als einschichtige Ectodermplatten sichtbar. Die Thorakoabdominalscheiben (*Th. Abd.*) sind in Fig. 27—31 getroffen; ihre Zellen erreichen in der Mitte die gröfste Höhe. Die Entodermeinstülpung ist in Fig. 27 an der seitlichen Falte angeschnitten (*Ent. F.*), während der Schnitt Fig. 28 schon die Falte in weiter Ausdehnung getroffen hat; die anscheinende Mehrschichtigkeit der vorderen, eingestülpten Faltenpartie ist durch Anschneiden ihrer schief gestellten Wände zu erklären. In Fig. 29 ist die Entodermfalte (*Ent. F*) gut erkennbar, der Entodermhügel aber verläuft nach hinten ganz in der Kugeloberfläche; hinten ist also in diesem Schnitt noch keine Faltenbildung bemerkbar. Der Embryo, dem die gezeichneten Schnitte entnommen wurden, war noch nicht ganz auf dem Stadium, welches in Fig. 3 gezeichnet ist. Die zwei Längsschnitte Fig. 30 und 31 sind aus zwei anderen Serien gewählt. Im ersten ist die vordere Entodermfalte (*v. Ent. F*) sehr tief eingedrungen, während die hintere (*h. Ent. F*) eben beginnt deutlich zu werden. Zwischen beiden liegt der Entodermhügel. Bei dem Embryo, von dem der Längsschnitt Fig. 31 stammt, verlief die Einstülpung insofern nicht ganz normal, als die Entodermscheibe sich auf der linken Seite rascher senkte, so dafs der Entodermhügel (*Ent. H*) hier angeschnitten erscheint. Die Querschnitte Fig. 32 und 33 zeigen die seitlichen Entodermfalten (*s. Ent. F*) und beweisen, dafs der Hügel (*Ent. H*) in den vorderen Regionen eher einsinkt, als in den hinteren. Aus allen Längsschnitten dieses und auch des vorigen Stadiums ist ersichtlich, wie die hintere Grenze der Entodermscheibe scharf gegen das Ectoderm abgegrenzt ist, woraus die Berechtigung hervorgeht, schon im Stadium A die hintere, unpaare Zellplatte, die Rathke'sche Keimscheibe, ganz als Entoderm in Anspruch zu nehmen, welches eben hier noch in der Kugelfläche ausgebreitet ist. Weniger scharf markiert sind die seitlichen Grenzen des Entoderms, wie aus den Querschnitten Fig. 32 und 33 folgt.

Auch über das Mesoderm geben die Schnitte der Taf. VI Auskunft. Die mittleren Schnitte Fig. 29 bis 31 zeigen den Mesodermkeim (*Mes.*) an der vorderen Entodermfalte als lose beisammen liegende Zellen. Offenbar befinden sich diese zwischen der Thorakoabdominalanlage und dem Entoderm liegenden Partien in lebhaftem Vermehrungsprozefs. Man glaubt

selbst hier an dem starren Schnitt das Abschnüren und das Drängen in die Tiefe der Mesodermzellen, das Schieben in dem Winkelraum der Entodermfalte zu erkennen. In dem Scheitel dieses Winkels liegt eine sehr grofse Zelle, die auch in Fig. 3 von der Fläche sichtbar ist. Fast noch deutlicher erscheinen die geschilderten Verhältnisse in Fig. 30 und 31; in letzterem ist eine flaschenförmige Zelle (*Mes.*[1]) sichtbar, die mit ihrem schmalen Halsteil noch in der äufseren Fläche steckt und im Begriff zu sein scheint, aus dem Verband der äufseren Fläche auszuwandern. Ähnliches zeigt die nächst untere Zelle. Auf beiden Schnitten erkennt man auch die oben erwähnten, schaumigen Elemente des weifsen Dotters (*w. D.*), die in dem überall vorhandenen Serum eingebettet liegen. In Fig. 28, 32 und 33 sind auch schon vereinzelte Mesodermzellen (*Mes.*) in vorderen und hinteren Partien zu finden.

Die geschilderten Verhältnisse weisen nun darauf hin, dafs die Elemente des mittleren Keimblattes an der Übergangsstelle des äufseren in das innere Blatt am vorderen Urmundrand ihren Ursprung nehmen. Aller Wahrscheinlichkeit nach lagen seine Urzellen früher in der Kugeloberfläche der Blastosphaera und gelangen durch Abschnürung und lebhafte Proliferation in der fraglichen Region in die Tiefe, wo sie sich bald vermehren und durch Wanderung verbreiten, um die Bestandteile des Mesoderms den verschiedenen Embryonalregionen zuzuführen.

Stadium D.

Embryo mit herzförmiger Bauchplatte und im Schliefsungsprozefs befindlichem Urmund.

(Taf. II, Fig. 4. Taf. II[a], Fig. 4[a]. Taf. VII, Fig. 34 bis 53.)

Die Bauchplatte hat eine ausgesprochen herzförmige Gestalt angenommen. Bemerkenswert sind die Verringerungen in der Breite und in der Länge der Anlage; diese Abnahme der Dimensionen schreitet in den späteren Stadien noch fort bis zu Stadium F, Taf. III, Fig. 9; erst von da ab nimmt die Gröfse der Embryonalanlage stetig zu bis zum Ausschlüpfen. Ich kann diese Gröfsenabnahme nicht vollkommen erklären und will daher nur einige Momente hervorheben, die dieselbe etwas plausibeler erscheinen lassen. Die Zellkerne werden kleiner, rücken dichter zusammen, und auch das Zellplasma nimmt etwas an Masse zu, wie die intensivere rote Farbe der Bauchplatte in Fig. 4 erkennen läfst. Da nun eine Abnahme des Nährdotters in diesen Stadien nicht nachweisbar ist, so läfst sich die Zusammenziehung durch Verdichten des blasigen, vakuolenreichen Protoplasmas der die Bauchplatte zusammensetzenden Zellen verstehen, wozu noch bemerkt werden mufs, dafs

in der beträchtlichen Vermehrung der Kerne auch ein Verdichten der Plasmamassen gegeben ist. Ein weiteres Moment liegt auch in dem Verschwinden der Entodermscheibe von der Oberfläche und im Zusammenwachsen der Urmundöffnung.

Betrachten wir nun die Veränderungen der einzelnen Regionen der Bauchplatte. Die Kopflappen (*KL*) mit den Augenanlagen (*AE*) haben sich der Mitte etwas genähert. In den mit *AE* bezeichneten Gebieten ist alles beim Alten geblieben; die wenigen gröfseren Zellen mit den polyedrischen Kernen in der Mitte von *AE* zeichnen sich durch etwas hellere Beschaffenheit aus. In der Stellung der Kerne, also auch in den Trajektorien, sind insofern Veränderungen eingetreten, als nicht mehr die spinnennetzartige Konfiguration in konzentrischen Kreisen so ausgeprägt erscheint, vielmehr beginnen in den vorderen Partien parabelähnliche oder auch hyperbolische Linien sich auszubilden, wodurch in die Kerne eine gewisse Verschiebung, eine Bewegung zu kommen scheint, die in den folgenden Stadien noch deutlicher wird. (Vgl. Fig. 7.) Auch hier geben die karyokinetischen Figuren ein belebtes Bild der Teilungstendenzen. Wo die beiden Kopflappenanlagen in der Mitte zusammentreffen, erinnert die Verteilung der Kerne an die Figuren, die auf den Darstellungen der Interferenz zweier Wellensysteme sich finden. Nach vorn und aussen von den Kopflappen sind mehr Zellen in den Bereich der Anlage bezogen worden, die in Kurven, welche den bereits vorhandenen entsprechen, sich anreihen, als würden sie von einem Attraktionscentrum beherrscht.

In den zwischen den Kopflappen und der Thorakoabdominalanlage liegenden Abschnitten läfst die Anordnung der Zellen schon die ersten Spuren der Extremitäten erkennen, die wie ein zarter Nebel auf der Oberfläche ausgebreitet liegen. Die Mandibelanlage (*E* IV) erscheint am deutlichsten, aber auch die Fühleranlagen sind sichtbar.

Von besonderem Interesse sind die Veränderungen an der Thorakoabdominalanlage (*Th. Abd.*). Die im Stadium C noch vollständig getrennten Platten, welche nur hinten durch eine kaum erhobene Falte verbunden waren, sind in der Mitte vereinigt. Man erkennt noch die Mittelpunkte der zwei Systeme von konzentrischen Kreisen, deren Elemente kaum eine Vermehrung in Hinsicht der Zahl erkennen lassen; bei dem Drängen nach der Mitte ist in der Medianlinie zwischen beiden Platten eine geradlinige Anordnung einer Anzahl von Zellen entstanden; diese läfst sich auch in den folgenden Stadien z. T. noch besser konstatieren. Vergl. Taf. I, Fig. 5 und 6, sowie Taf. II, Fig. 7. Es erinnert dies wiederum an die gerade Linie in der Mitte zweier interferierenden Wellensysteme, welche die Punkte gleicher Bewegungsphasen verbindet.

Diese geradlinige Anordnung der Elemente in der Mitte der Thorakoabdominalplatten scheint aus seitlichen Druckwirkungen zu resultieren. Auffallend ist dabei die beinahe querprismatische Form der betreffenden Kerne.

Die Thorakoabdominalfalte (*Th. Abd. F*) hat sich nun hoch erhoben und scheint über die Urmundöffnung nach hinten zu rücken; die Falte hat charakteristische Formen, die schon in Stadium C leicht angedeutet sind. Der Urmund (*GM*) schliefst sich unter ihr von den Seiten nach der Mitte zu. An den seitlichen und hinteren Grenzen der Thorakoabdominalplatten ordnen sich die Zellen der benachbarten Regionen in Bogen, als ob sie von den Centren der Platten angezogen würden.

Von dem Urmund (*GM*) sieht man nur noch die hintere Hälfte. Die vordere ist gröfstenteils durch Annäherung der Ränder geschlossen und ist durch die Falte (*Th. Abd. F*) bedeckt; die Kerne des Urmundrandes stehen senkrecht auf der Randlinie und die Form dieses Randes läfst darauf schliefsen, dafs die seitlichen Teile nach der Mitte zu sich nähern. Dies geht auch aus der Abnahme des Querdurchmessers der Gastrulaöffnung zur Genüge hervor. Der Entodermhügel (*Ent. H*) sieht aus der Tiefe der Gastrulahöhle hervor, die Ausbreitung des Entodermsäckchens (*Ent. S*) ist in Fig. 4 als rötlicher Schimmer in der Tiefe angedeutet; scharf und schematisch umgrenzt ist es in Fig. 4 a (*Ent. S*) gezeichnet, wo auch durch ein kleineres Oval die ungefähre Lage des noch längere Zeit sichtbaren Entodermhügels angegeben ist. Bei der Wichtigkeit dieses Schliefsungsprozesses hielt ich für nötig, noch zwei Zwischenstadien in den hinteren Partien zu zeichnen. (Taf. I, Fig. 5 und 6, *D—E,* und Taf. I a, Fig. 5 a und 6 a.) In Fig. 5 ist der Urmund erheblich kleiner geworden. Die zahlreichen, an seinem Rand radiär gestellten Zellen des Embryo vom Stadium D, Fig. 4 haben hier an Zahl abgenommen; sie sind offenbar in die Tiefe gedrungen. Hand in Hand mit der Annäherung der Seitenränder ist dabei auch der hintere Urmundrand nach vorn geschoben worden. Das Entodermsäckchen (*Ent. S*) hat sich nach allen Richtungen weiter ausgebreitet. Vergl. Fig. 5 a (*Ent. S*). Die Thorakoabdominalanlage stellt in Stadium D—E, Fig. 5 ein kompaktes Ganzes dar; die Centren der beiden ursprünglichen Platten sind sofort kenntlich. Die hintere Falte (*Th. Abd. F*) hat in der Mitte eine nach hinten offene Bucht bekommen, jedenfalls dadurch, dafs die beiden seitlichen Teile der ganzen Anlage weiter nach hinten gerückt sind. Noch weiter ausgeprägt sieht man dies in Fig. 6, wo die erwähnte hintere Bucht der Thorakoabdominalfalte erheblich enger geworden ist. In derselben, und zwar etwas tiefer, sieht man die letzte Spur des Gastrulamundes; die Stellung der Zellen, der Verlauf der Trajektorien läfst mir

keinen Zweifel darüber, dafs der Urmund durch Schieben und Drängen von hinten und von den Seiten her geschlossen wurde, wobei eine Anzahl der Randzellen über den Rand in die Tiefe geschoben worden sein müssen. Es ist nicht gerade ausgeschlossen, dafs die Thorakoabdominalfalte etwas nach hinten gerückt ist; ich glaube jedoch, dafs dies nur anfangs im Stadium C, Fig. 3 und D, Fig. 4 der Fall ist. Die Verteilung der Kerne in den Abbildungen der fraglichen Stadien ist von Winter so natürlich wiedergegeben, dafs ich weiter keine Momente zur nähern Begründung des geschilderten Schliefsungsprozesses herbeizuziehen nötig habe. Ich meine geradezu, man könne das Streben und Schieben der Zellen wahrnehmen, wenn man die Figuren 3, 4, 5 und 6 studiert.

In meiner ersten Abhandlung (Nr. 4) beschrieb ich eine Rinne in der Medianlinie des Stadiums D, der ich dort vielleicht eine zu weit gehende, morphologische Bedeutung zuschrieb. Sie ist nachzuweisen, dürfte aber einfach als das Resultat der stärkeren Aufwulstung zu betrachten sein, die durch das Höherwerden der die Kopflappen zusammensetzenden Elemente bedingt ist.

Die Schnitte durch den Embryo vom Stadium D finden sich auf Taf. VII. Zur vorläufigen Orientirung dient der Medianschnitt Fig. 40 durch den ganzen Embryo, der etwas schematisiert ist. Der Dotter (*Do*) ist durch glatten, gelblichen Ton angegeben; der Urmund ist oben, die Bauchplatte links und etwas nach unten; beide Partien sind in Fig. 38 stärker vergröfsert. Die Rückenregionen des Embryos haben hinsichtlich des Charakters ihrer Elemente wenig Veränderungen erlitten. Die sanften, welligen Erhebungen des Ectoderms der Bauchplatte rühren von beginnenden Anlagen der Segmente her. Am höchsten sind die Zellen des Thorakoabdomens, dessen hintere Falte steil nach unten abfällt. Das Entoderm ist nach hinten und gegen das Thorakoabdomen scharf abgegrenzt. Man sieht, wie das letztere sich über die Entodermanlage hinschiebt. Vordere und hintere Entodermfalte (*v. Ent. F* und *h. Ent. F*), ebenso der Entodermhügel (*Ent. H*), sind deutlich zu unterscheiden. Das Mesoderm liegt auf einem Häufchen am vorderen Urmundrand und läfst bereits zweierlei Elemente erkennen (*Mes.* u. *m.*), die ich von jetzt an als primäre und sekundäre Mesodermzellen bezeichnen werde.

Die Längsschnitte Fig. 34—39 stellen nur die Schnitte durch die Bauchplatte dar. Dotter und Serum zeigen keine Veränderung, aufser, dafs einige Dotterballen im Innern von Entodermzellen sich finden. Die Erhebungen im Ectoderm rühren von beginnenden Extremitäten- resp. Segmentbildungen her, die mit *I—IV* bezeichnet sind, wobei der Abschnitt, wo die Augen sich entwickeln, als *I* gerechnet wird. Die Thorakoabdominalanlage (*Th. Abd.*) ist

auf allen Schnitten enthalten; ihre hintere, steil abfallende Falte und deren Stellung zum Urmund und zum Entoderm sind besonders deutlich aus Fig. 37—39 zu erkennen. Die Urmundöffnung ist in Fig. 38 getroffen; Fig. 37 und 39 enthalten dieselbe auch, nur scheint sie hier von angeschnittenen Seitenwänden der Einstülpung verschlossen.

Von den Querschnitten, Fig. 42 bis 53, gehen die beiden ersten durch die Kopflappenteile, im ersten ist das Ectoderm zweischichtig, im zweiten ist die Augeneinstülpungsstelle (*AE*) getroffen; die hochcylindrischen, grofsen Zellen stülpen sich in der Folge ein und schnüren sich ab. Wir werden sie bis zum ausgeschlüpften Embryo zu verfolgen haben. Fig. 44 bis 46 zeigen die Verhältnisse im II., III. und IV. Segment. Die seitlichen Verdickungen sind Anlagen der drei vorderen Extremitätenpaare, die wir schon, wenn auch sehr schwach, von der Fläche an der Konfiguration der Trajektorien in Fig. 4 wahrnehmen. Das Thorakoabdomen erscheint in Fig. 47 bis 50. Die beiden symmetrischen Platten sind noch gesondert; die Stellung der Zellen in denselben, besonders in Fig. 47, entspricht dem Drängen und Schieben nach der Mitte zu, auf welches ich bei der Schilderung der Flächenansicht aufmerksam machte; den dort beschriebenen Prozessen entsprechend, steht die mittlere Zelle zwischen den beiden Thorakoabdominalscheiben senkrecht, weil sie von beiden Seiten gleich stark geschoben wird; sie gehört der geradlinig geordneten Zellenreihe in der Medianlinie an, die von der Fläche in den Fig. 4 bis 7 zu erkennen ist. Das Schieben von den Seiten her scheint auch zu bewirken, dafs in den mittleren und hinteren Partien eine Einstülpung resultiert, die als erste Anlage des Hinterdarms und Afters angesehen werden mufs (Fig. 48—50 *A*). Fig. 51 und 52 gehen durch den Urmund; beide zeigen noch den Entodermhügel (*Ent. H*). Die Stellung der Elemente am Urmundrand weist auch hin auf Druck von den Seiten nach der Mitte zu, entsprechend meiner obigen Beschreibung des Schliefsungsprozesses der Gastrula. Bemerkenswert ist der jähe Übergang vom Entoderm in das seitlich vom Urmund gelegene Ectoderm, wiederum ein Moment, welches die Behauptung zu stützen geeignet ist, dafs die gesamte Entodermscheibe in Stadium A von ihrer Umgebung gesondert bleibt, also spezifische Eigenschaften hat und ganz in den Dotter einzudringen von vorn herein bestimmt ist. In Fig. 53 endlich ist nur indifferentes Ectoderm enthalten. Spuren der erwähnten Medianrinne finden sich in Fig. 43 und 44 *R*.

Wie verhält sich nun das Entoderm auf den Schnitten vom Stadium D?

In dem Säckchen (*Ent. S*) können wir noch den Entodermhügel (*Ent. H*) in Fig. 37—39 und 51—52, die vorderen und hinteren und ebenso die seitlichen Faltenteile überall erkennen. Ich will zur kürzeren Schilderung hier dorsales, also dem Kugelcentrum oder

dem Nährdotter zugewendetes Entoderm (*Ent.*[1]) vom neuralen (*Ent.*) unterscheiden. Der Zusammenhang des Entodermsäckchens mit dem Ectoderm ist bei letzterem besprochen; wichtig für meine Auffassung vom Schliefsungsvorgang sind aufser den bereits beschriebenen Schnitten in Fig. 37—39 und 51—52 noch besonders die beiden Querschnitte Fig. 49 und 50; während in Fig. 49 auf der neuralen Fläche des Entoderms noch fester Zusammenhang herrscht, ist dies in Fig. 50 nicht mehr der Fall. Hier ist die Stelle getroffen, wo die hintere Thorako-abdominalfalte den in der Schliefsung begriffenen Entodermsack überwächst; die Elemente des letzteren haben eine Strecke weit keinen festen Zusammenhalt, und da auch hier die Mesodermelemente ihren Ursprung nehmen, indem sie sich aus dem Verband loslösen, so ist es begreiflich, dafs auf diesen Querschnitten wenig Klarheit zu gewinnen ist; der Längsschnitt Fig. 38 aber gibt genügenden Aufschlufs und hilft die bereits oben erwähnte Ansicht stützen, dafs der Schliefsungsprozefs von den Entwicklungsvorgängen im Thorako-abdomen im Grunde genommen unabhängig ist; jedenfalls aber hat der Urmund mit der Hinterdarmeinstülpung nichts zu thun. Wollte man verwegen sein, so könnte man eine Kommunikation der allerdings nicht sehr ausgeprägten Medianrinne durch die Vertiefung im Thorakoabdomen, die ich als Hinterdarmanlage deute, mit der Urdarmhöhle behaupten; da sich nun aus den Partien der Medianrinne das centrale Nervensystem in der Folge entwickelt, so wäre der neuro-enterische Kanal fertig. Ich könnte mich jedoch einer solchen kühnen Deutung nicht anschliefsen.

Die Elemente des Urdarms haben in der neuralen Wand im allgemeinen den Charakter von Cylinderepithelzellen; nur nach den Seiten hin verändert sich dies etwas. Veränderungen der Form und andere Unregelmäfsigkeiten treten auf; besonders geschieht dies in den dorsalen Partien (Fig. 48—52). Hier finden lebhafte Teilungen statt, und in den Zellen treffen wir aufser den im Dotter häufigen Fettkugeln, die in den Zeichnungen als weifs gelassene, rundliche Stellen erscheinen, auch Dotterballen. (*DB* in Fig. 34, 35 und in den übrigen.)

Wie kommen nun diese Dotterelemente in das Innere der Entodermzellen?

Fig. 41, welche einige Entodermzellen aus der dorsalen Wand des Urdarms bei stärkerer Vergröfserung und in genauerer Ausführung darstellt, wird darüber Aufschlufs geben. Die Zellen sind im natürlichen Zusammenhang dargestellt; nach rechts liegt die Urdarmhöhle (*MD*), nach links der Nährdotter, dessen Ballen, Schollen und Hohlräume (*V*) in der Figur kenntlich gemacht sind.

Das Protoplasma ist feinkörnig, mit Vakuolen durchsetzt und birgt mächtige Kerne mit Nucleolen; manche Zellen enthalten zwei Kerne. Die Zellen strecken nun nach dem Dotter zu

pseudopodienartige Fortsätze aus (*P*), welche allmählich die Ballen (*DB*) umschliefsen und in das Innere der Zellen befördern. So sind die mit *x* bezeichneten Ballen bereits aufgenommen, während die mit *y* bezeichneten im Begriff stehen, von den Pseudopodien umschlungen zu werden. Die Entodermzellen nehmen also den Dotter auf nach Art fressender Amoeben.

Schliefslich mag noch hinsichtlich des Entoderms erwähnt werden, dafs die Kerne desselben die Tendenz zeigen, nach der Peripherie zu dringen.

Die äufsere Umgebung des Säckchens ist an vielen Stellen serumartig und auch im Innern der Urdarmhöhle beginnt sich auf manchen Schnitten ein feines Gerinnsel zu zeigen. Dafs in Fig. 46 *Ent.* der vorderste Anschnitt vorliegt, und dafs die rings abgeschlossenen Entodermpartien in Fig. 34—36, 47—49 und 53 Schnitte durch seitliche resp. hintere Falten des Säckchens darstellen, geht aus dem Zusammenhang meiner Beschreibung, sowie aus der Lage der Schnittlinien und der durch eine blaupunktierte Linie angedeuteten Entodermgrenze (*Ent. S*) in Fig. 4 a zur Genüge deutlich hervor.

Ich wende mich nun zu dem Verhalten des Mesoderms im Stadium D. Die meisten Schnitte enthalten neben den schon beschriebenen Mesodermzellen (*Mes.*), die vorzugsweise am vorderen Urmundrand liegen, noch andere Elemente, mit *m* bezeichnet, von geringeren Dimensionen, kugliger Gestalt, von eigentümlichem, schaumigem Aussehen, welches durch Reichtum an Vakuolen verursacht erscheint. In ihnen befinden sich immer mehrere sehr stark tingierbare, rundliche Körperchen. Ich deute diese Elemente als mehrkernige Zellen und werde ihre Herkunft und ihr sonstiges Verhalten später beschreiben. Da sie sich unter die übrigen Mesodermelemente mischen, in alle Regionen der Embryonalanlage sich verbreiten, ja sogar in die Hohlräume der Extremitäten einwandern und später nicht mehr aufzufinden sind, resp. sich von den übrigen Mesodermelementen nicht mehr unterscheiden lassen, so nehme ich sie als Mesodermbestandteil in Anspruch und nenne sie sekundäre Mesodermelemente, während die früheren primären heifsen. Auf allen Figuren sind die letzteren mit *Mes.*, die ersteren mit *m* bezeichnet.

Das primäre Mesoderm zeigt gegen das vorhergehende Stadium wenig Veränderungen. Auf den Längsschnitten Fig. 34—39 liegt es noch an seiner Ursprungsstelle angehäuft; das gleiche zeigen die Querschnitte. Die Zellen sind verschieden grofs; die umfangreichsten liegen dem Urmundrand am nächsten. Auffallend sind die beiden grofsen, symmetrisch neben der Hinterdarmanlage gelegenen in Fig. 48. (Urzellen?) Alle zeigen die Tendenz zu wandern; in Fig. 44 sind sie schon bis zum zweiten Segment nach vorn gedrungen. Auch nach hinten und nach den Seiten wandern sie, wie sich aus Fig. 52 und 53 ergibt. Die gröfseren

Anhäufungen derselben liegen im Serum eingebettet und lassen nirgends charakteristische Gruppierungen etc. erkennen.

Die sekundären Mesodermzellen (*m*) kommen nicht nur mit ersteren in gröfserer Anzahl gemengt vor, sondern finden sich in Fig. 42 u. ff. bis weit über die Kopflappen verbreitet. Bemerkenswert ist, dafs sie in unmittelbarer Nähe des Urmundrandes nicht anzutreffen sind.

Stadium E.

Embryo mit angelegten Mandibeln.

(Taf. II, Fig. 7. Taf. II a, Fig. 7 a. Taf. VIII, Fig. 54—65.)

Die Bauchplatte hat nun die schon früher angedeutete herzförmige Gestalt angenommen. Die anscheinende Abnahme der Längsdimension erklärt sich z. T. durch das Zusammenwachsen der Urmundränder von hinten her. Die Ausdehnung der Breite nach hat in den mittleren Regionen zugenommen. Bedeutende Vermehrung der Zellen ist aus der dichteren Stellung der Kerne ersichtlich. Zahlreiche Kernfiguren beweisen, dafs immer noch eine erhebliche Zahl von Teilungsprozessen im Gange ist. Ziemlich in der Mitte ist ein anscheinend noch indifferentes Gebiet der Bauchplatte, aus wenigen, grofsen Zellen bestehend. Die Kopflappenanlagen sind leicht auf das vorige Stadium zurückzuführen. Die mit *AE* bezeichnete Region derselben, aus grofsen Zellen mit polyedrischen Kernen, ist etwas vertieft. Die parabolischen Trajektorien sind deutlicher. Wo die beiden Kopflappen vorn zusammengewachsen sind, ist eine aus dichteren Zellen bestehende Platte entstanden (*Lb*), die ich als Lippenanlage deute. Dicht unter den Augenanlagen bemerkt man, wie die Kerne in nach hinten konvexen, parallelen Bogen von der Mitte nach aufsen und dann nach vorn sich ziehen, wo die Zellenzüge sich alsdann mit den Kurven der Augenanlagen (Krystallzellen *KK* u. a.) vereinigen. Weiter nach aufsen gelegene Partien zeigen in der Stellung ihrer Zellen entsprechend den erwähnten Bogen, dafs sie mit in den Bereich der fraglichen Anlage gezogen werden. Wir haben hier offenbar die Anlage der vorderen Fühler (*E* II) vor uns. Ähnliche, weit nach aufsen reichende Kurvensysteme folgen etwas hinter diesen; es sind die Anlagen des zweiten Fühlerpaares (*E* III), die vorzugsweise die auffallende Verbreiterung der Bauchplatte veranlassen. Am weitesten vorgeschritten sind die Mandibeln (*E* IV). Schon in den beiden Zwischenstadien auf Taf. I, Fig. 5 und 6 sind sie deutlich. In Fig. 5 beginnen die Zellen in der entsprechenden Region sich in charakteristischer

Weise in parallelen, nach hinten konvexen Bogen zu ordnen. Bald hebt sich der hintere Rand scharf hervor, bis endlich das in Fig. 7 dargestellte Stadium erreicht ist, wo die Mandibeln weit aus der Kugelfläche hervorgeknospt sind. Zwischen beiden ist eine dichtere Zellenanhäufung bemerklich.

Die Thorakoabdominalanlage (*Th. Abd.*), welche in Stadium D noch breit ausgedehnt war und nach hinten durch eine quer gestellte Falte abschlofs, hat sich, wie bereits oben bemerkt, in ihrer Mitte tief nach vorn eingebuchtet (Fig. 5 und 6), wobei gleichzeitig die äufseren Ränder der Falte die Tendenz zeigten, nach innen und vorn herumzugreifen, um sich endlich in der vorderen Region des Thorakoabdomens in der Mitte zu vereinigen. Dies ist in Fig. 7 beinahe erreicht. Man erkennt noch die beiden ursprünglichen Platten. Die früher deutlich zu beobachtenden Systeme konzentrischer, radiär geschnittener Kreise haben sich auch hier in andere Kurven verwandelt. Der allmähliche Übergang läfst sich vortrefflich aus den Figuren 4, 5, 6 und 7 erkennen. Bei dem Drängen der beiden Platten nach der Mitte sind auch hier geradlinige Zellreihen in der Mediangegend entstanden, die meist polyedrische, grofse Kerne enthalten. Ziemlich in der Mitte der Anlage befindet sich die Aftergrube (*A*), und hinter derselben, in der Bucht der hinteren Thorakoabdominalfalte, ist an der Stellung der Kerne die letzte Schlufsstelle des Urmundes kenntlich (*GM*). Um die ganze Anlage zieht ein System in weiten Bogen gestellter Zellen, die am dichtesten an der Thorakoabdominalgrenze sind und in die Urmundbucht hineinziehen. Es ist die Anlage der Thorakalschildfalte, die auch schon in Fig. 5 und 6 zu erkennen ist.

An der vorderen Thorakoabdominalpartie läfst sich eine quergestellte, mehrreihige Zone grofskerniger Zellen beobachten, die in Taf. I a, Fig. 6 a und Taf. II, Fig. 7 a mit *KZ* bezeichnet ist. Ich werde zu begründen haben, dafs dies die erste Spur der wichtigen Knospungszone ist, aus der die auf das Mandibelsegment folgenden Segmente allmählich hervorsprossen.

Von diesem Stadium E sind auf Taf. VIII zwölf Querschnitte in Fig. 54—65 abgebildet. Mit den Veränderungen des äufseren Blattes beginnend, bemerken wir in den Fig. 54—55 die Kopflappenschnitte. In Fig. 55 sehen wir die hohen, cylindrischen Krystallkegelzellen (*KK*), hinter welchen dann dicht, Fig. 56, die tiefe Einstülpung (*AE*) der Augenanlage folgt. Nach innen zu erscheinen leichte Aufwulstungen. Die zapfenartige, mediane Wucherung in Fig. 57 ist die Lippenanlage (*Lb*) nebst dem Vorderdarmkeim. Die Ectodermverdickungen nach den Seiten sind die Fühleranlagen (II). Fig. 58, 59, 60 gehen durch das II., III. und IV. Segment. Die beiden letzteren lassen in der Mitte Spuren der medianen Rinne (*R*)

erkennen. In Fig. 61 erscheint links der Anschnitt der Mandibeln (*Md*); sie zeigt in der Mitte einige grofse Zellen mit querliegenden Kernen (*KZ*), die der Knospungszone angehören. Fig. 62—64 stellen die Verhältnisse des Thorakoabdomens klar; es ist bereits gehoben, zeigt in der Mitte die Hinterdarmanlage (*A*) in Fig. 63, zu der wohl auch die mediane Vertiefung in Fig. 64 gerechnet werden mufs. Es geht ferner noch aus den genannten Schnitten hervor, dafs das Thorakoabdomen von der Knospungszone an ziemlich jäh aufsteigt und nach hinten wieder leicht abfällt. Links und rechts vom Thorakoabdomen sind die hügelartigen Erhebungen als erste Spur der Thorakalschildfalten in Anspruch zu nehmen. In Fig. 65 zeigt das Ectoderm nichts Bemerkenswertes. Auf allen Querschnitten in der Mitte stehen mehr oder weniger, manchmal nur eine oder zwei Zellen senkrecht, während nach den Seiten symmetrische, schiefe Stellung vorherrscht. Es ist, als ob von den Seiten nach der Mitte zu ein gleich starker Druck ausgeübt würde. Am ausgeprägtesten erscheint das angedeutete Verhalten in Fig. 56, 59, 61, 62, 63, 64.

Im Entoderm der vorliegenden Schnitte sind aber weitgehende Veränderungen eingetreten. Fast sämtliche Zellen desselben haben sich mit Dotter gefüllt, nur die an der Schliefsungsstelle des Urmundes und die in der Nähe gelegenen zeigen noch ähnliche Charaktere wie früher. Alle haben in den nach aufsen gerichteten Regionen etwas Protoplasma angehäuft, in welchem ein oder mehrere Kerne liegen. Die Gestalt der letzteren scheint von den noch unverdauten, kugligen Dotterballen lebhaft alteriert zu werden, denn man trifft viele nierenförmige, sich an die Oberfläche der Dotterschollen anschmiegende Kernformen. Alle Zellen sind nach dem Urdarmlumen stark hervorgewölbt und dieses ist mit geronnener Substanz angefüllt. Die Stellungsverhältnisse der Zellen und die unregelmäfsige Form des Urdarms veranschaulicht die Wucherung nach der Tiefe zu, die bald rechts, bald links weiter vorgeschritten ist. Die Ausbreitung nach den Seiten überwiegt zunächst die nach der Tiefe zu. Auch nach vorn ist, wie aus Fig. 56 zu ersehen, das Entodermsäckchen bis unter die Augeneinstülpung vorgedrungen. Hinsichtlich der Intensität, mit welcher der Dotter von dem Entoderm aufgenommen wird, lassen sich weitgehende, individuelle Verschiedenheiten bei den Embryonen des gleichen Stadiums beobachten.

Die unter dem Thorakoabdomen in Fig. 63 gelegene Verschlufsstelle des Urmundes ist sehr charakteristisch; es gelingt nicht, zwischen den dort liegenden Mesoderm- und Entodermelementen zu unterscheiden, doch sieht man, dafs die letzteren das Bestreben haben, sich in der Mitte zu vereinigen und so den vollkommenen Abschlufs des Urdarmsäckchens zu bewerkstelligen. Jedenfalls geht aber sicher aus den Querschnitten hervor, dafs der Hinter-

darm eine vollkommen selbständige Bildung ist, die nichts mit der Gastrulation zu thun hat, ja sogar erst nach dem Ausschlüpfen mit dem Mitteldarmlumen kommuniziert.

Die Elemente des primären Mesoderms (*Mes.*) haben sich weit ausgebreitet; auf den vordersten und hintersten Schnitten Fig. 54 und 65 sind sie anzutreffen. Sie dringen nicht in den Nährdotter ein, sondern halten sich immer dicht am Ectoderm; an der Schlufsstelle des Urdarmsäckchens, also unter dem Thorakoabdomen, finden sich gröfsere Ansammlungen derselben. Besonders grofse Elemente sind nicht mehr aufzufinden.

Die sekundären Mesodermzellen (*m*) überwiegen an Zahl ganz erheblich die primären. Am beträchtlichsten sind die Anhäufungen derselben unter den Augenanlagen und in der Gegend der Lippe. Einige liegen dicht an der neuralen Oberfläche des Entoderms, so in Fig. 56, 57, 59, 61, 62 und 63, und in Fig. 62 liegt eins der fraglichen Gebilde (m^{I}) im Innern einer Entodermzelle. Viele liegen auch zwischen Ectoderm und Entoderm im Dotter oder im Serum zerstreut. Es fragt sich, wo nehmen sie ihren Ursprung? Wie kommen sie in die Entodermzellen? Die Schnitte des nächsten Stadiums F werden über diese Fragen Auskunft geben. Hinter der Verlötungsstelle der Urdarmöffnung sind keine sekundären Mesodermelemente mehr zu finden.

Stadium F.

Embryo mit den Naupliusextremitäten.

(Taf. III, Fig. 8 und 9. Taf. III^{a}, Fig. 8^{a} und 9^{a}. Taf. VIII, Fig. 66 und 67. Taf. IX, Fig. 68—104.)

Von diesem Stadium habe ich zwei Zeichnungen vorgelegt, Fig. 8 und 9, von welchen der in Fig. 8 enthaltene Embryo etwas zurück ist. Letzterer wurde wesentlich wegen der Deutlichkeit und des Ebenmafses der Trajektorien dargestellt und diese Zeichnung, wie die folgende sind besonders gelungen.

Hinsichtlich der Form der Bauchplatte ist der Übergang von der Herzform in eine mehr ovale Gestalt bemerklich. In Fig. 9 haben auch die Zusammenziehungen in Länge und Breite ihr Maximum erreicht. Die Vermehrung der Zellen ist nicht gerade erheblich zu nennen, wohl aber ein Dichterwerden in Fig. 9. Hierauf beruht auch z. T. die Abnahme der Gröfse der Bauchplatte. Es erheben sich an den hinteren Grenzen der in der Kugelfläche liegenden Extremitätenanlagen Falten, welche nach aufsen und nach den Seiten greifen, sich dann nach vorn und innen wenden nnd allmählich so die Gliedmafsenanlage aus der Kugel-

fläche erheben. Diese Prozesse verlaufen also nach denselben Gesetzen, wie der, welcher bei der Entwicklung des Thorakoabdomens geschildert wurde, wo ja auch die hintere Falte nach aufsen und vorn und schliefslich nach innen wucherte, auf diese Weise das Thorakoabdomen abgrenzend. Vergl. Fig. 4—7 und die diesbezügliche Beschreibung. Karyokinetische Figuren treten seltener auf und sind hier nicht mehr gezeichnet.

Die in den früheren Stadien als Kopflappen bezeichneten Bauchplattenabschnitte sind nun in drei deutliche Segmente mit den Naupliusextremitäten (erstes und zweites Fühlerpaar und die Mandibeln) zerfallen; vor diesen liegen die Augenanlagen, die ich einem besonderen Segment zurechne; ganz hinten liegt die Thorakoabdominalanlage mit der bereits gehobenen Knospungszone, die man nur auf Schnitten findet, aus der aber bereits neue Kopfsegmente hervorgeknospt sind. Vergl. Figurenerklärung in Fig. 68 und 69 auf Taf. IX.

Beginnen wir mit den Augenanlagen. In Fig. 8 und 9 sieht man die Krystallkegelzellen (*KK*) in weiten Bogen die äufsere Umgrenzung bilden. Die Augeneinstülpung (*AE*) ist wenig verändert; sehr ausgeprägt sind in Fig. 8 die anscheinend konfokalen, parabolischen Kurven, in deren Axe zwei Reihen grofser Zellen liegen mit prismatischen, mächtigen Kernen, deren Längsaxen senkrecht zur Axe der Kurven stehen. Es ziehen diese grofsen Elemente nach mehreren in Fig. 9 a mit *OSG* bezeichneten, aber auch schon in Fig. 8 erkenntlichen Zellen hin, welche jederseits eine kleine Aufwulstung zusammensetzen. Es liegt hier die erste Spur des Oberschlundganglions vor. In Fig. 9 sind die erwähnten Kurven bereits etwas verändert und die grofskernigen Zellen weniger deutlich. Doch zeigt sich die Tendenz in der Krystallzellenzone, sich bestimmter nach aufsen abzugrenzen. Die Augeneinstülpung (*AE*) ist in Fig. 9 noch ziemlich unverändert geblieben. Dicht hinter ihr und vor dem Wulst *OSG*, also zwischen beiden, wo in Fig. 8 die Züge der grofsen Zellen waren, bemerkt man bei stärkeren Vergröfserungen und beim Einstellen in die Tiefe, sowie auf Schnitten, dafs sich hier Aufwulstungen, Verdickungen des Ectoderms bilden (Sehganglien). Zwischen den Augenanlagen liegt die jetzt schärfer hervortretende, aus konzentrisch angeordneten Zellen bestehende Lippenaufwulstung (Fig. 8 a und 9 a *Lb*), unter ihr die bereits offene Vorderdarmeinstülpung mit dem mondsichelförmigen Mund. Seitlich befinden sich die vorderen Fühler (*E* II). In Fig. 7 noch ganz flach, treten sie hier stark hervor; sie sind durch das bereits erwähnte Hervorwuchern einer hinteren Falte gehoben, die dann, nach aufsen und innen greifend, auf die Kurvensysteme der Augenanlage stöfst und dieselben verschiebt. Die dabei entstehenden Verschiebungen kann man in Fig. 8 und 9 bemerken. Dabei werden die nach aufsen liegenden Ectodermpartien in Mitleidenschaft gezogen; der Verlauf,

der Anordnungskurven entspricht den neu entstandenen Formverhältnissen. Ferner macht es den Eindruck, als ob in jeder Extremität gleich von vornherein ein besonderes Kurvensystem mit spezifischen Eigenschaften auftrete, welches dann mit den benachbarten kollidiert; erst allmählich tritt ein Ausgleich ein. So machen wenigstens viele Partien in Fig. 8 und 9 aber auch in früheren Stadien den Eindruck. Das zweite Fühlerpaar bleibt etwas zurück; es holt aber bald das erste ein, wie man aus Fig. 8 und 9 entnehmen kann. Bezüglich der dabei stattfindenden Wachstumsprozesse gilt fast wörtlich das oben Gesagte. Die Mandibeln haben ebenfalls Fortschritte gemacht; bei ihnen macht sich deutlich eine Annäherung nach der Mitte zu bemerklich. In Fig. 9 zeigen die drei Extremitätenpaare ziemlich gleiche Entwicklungsstufe. Obwohl also die Mandibeln am frühsten sich abheben, werden sie doch von den Fühlern bald eingeholt. Wir haben oben die zum Oberschlundganglion gehörige Aufwulstung (*OSG*), dicht an den ersten Fühlern gelegen, beschrieben. Ganz ähnliche Bildungen treten uns auch in den beiden folgenden Segmenten entgegen und sind in beiden Zeichnungen, Fig. 8 und 9, wahrnehmbar. Es sind dies die Ganglienwülste, die ich entsprechend dem betreffenden Segment, beziehungsweise mit *G* III, *G.* IV bezeichnet habe. Sie stellen zunächst Aufwulstungen dar, zeigen aber auf Schnitten die Tendenz mehrschichtig zu werden und Verdickungen zu bilden.

Hinter der Mundöffnung erkennt man bei stärkeren Vergrößerungen (420fach) zwischen diesen Ganglienanlagen eine anfangs flache Rinne, die im Segment IV eng und tief wird und schon im Flächenbild auffällt durch eine annähernd geradlinig angeordnete Kette von Zellen, deren Kerne groß und quergestellt sind.

Das Thorakoabdomen (*Th. Abd.*) läßt in Fig. 8 in den hinteren Umgrenzungskurven die Formverhältnisse der Thorakoabdominalfalte des Stadium E, Fig. 7 leicht konstatieren; die Stelle, wo die Schlußstelle des Urmundes lag, ist wohl sofort kenntlich, obwohl sich die Umgegend bereits hervorzuwölben anfängt. In Fig. 9 dagegen ist vollkommene Abrundung des hinteren Randes eingetreten; auch hebt er sich weiter heraus. Vorn haben sich die seitlichen Falten des Thorakoabdomens schon in Fig. 7 vereinigt, in Fig. 8 ist diese Partie aber besonders kräftig entwickelt und weit herausgewachsen. Ferner ist hier das Thorakoabdomen mehr in die Breite ausgedehnt, und auch die in der Mitte desselben sichtbare Afteröffnung (*A*) ist in die Breite gezogen und ahmt die Form der Mundöffnung nach. In Fig. 9 hat dagegen der Breitendurchmesser abgenommen, und die Afteröffnung steht nicht mehr quer, sondern längs. Es macht wieder den Eindruck, als ob von den Seiten und etwas auch von hinten geschoben werde, wodurch die Formveränderungen der ganzen Anlage, sowie der Afteröffnung verursacht würden.

In der That rückt auch die Afteröffnung in der Folge nach vorn, wo sich die Telsonspalte als sanfte Einbuchtung schon im vorliegenden Stadium kenntlich macht, und wandert durch diese hindurch, resp. wird von hinten her geschoben, und gelangt schliefslich auf die Ventralseite des Schwanzes. Vergleiche Fig. 10, wo dies bereits vollendet ist.

Grofse Fortschritte hat die Falte des Cephalothoraxschildes gemacht (*Th. S*). Sie beginnt vorn an den Mandibeln und umzieht in weitem Bogen das Thorakoabdomen dieses wie mit einem Wall umgebend. Ihre Elemente sind in konzentrischen Kurven, die von andern orthogonal gekreuzt werden, angeordnet.

Rings um die besprochenen Regionen werden die Ectodermpartien höher und ihre Zellen umziehen die einzelnen Organe in Bogenlinien, die sich in der Form denen der betreffenden Organe eng anschliefsen.

Bei tieferer Einstellung bemerkt man im Dotter im Bereich der Bauchplatte oder wenig darüber hinaus, rundliche, rote Körperchen, einzeln oder zu mehreren. Es sind dies die Kerne der Entodermzellen, die nunmehr beginnen, sehr grofse Dimensionen anzunehmen und der Oberfläche sich zu nähern. In Fig. 8 und 9 sind nur wenige und auch nur schwach angedeutet, in den folgenden Stadien dagegen werden sie deutlicher (vergl. Fig. 10 und 11).

Bei der Beschreibung der Verhältnisse auf Schnitten beginnen wir mit dem zur Orientierung beigegebenen Medianschnitt, Taf. VIII, Fig. 66, der vollständig, aber ein wenig schematisch dargestellt ist. Der Dotter ist durch gleichmäfsigen, gelben Ton bezeichnet. Immer noch beschränken sich die Veränderungen im Ectoderm lediglich auf die Bauchplatten, höchstens kann man in den vor den letzteren liegenden Teilen eine nicht erhebliche Vermehrung der Elemente bemerken. Der Vorderdarmkeim (*VD*) ist eine leichte, nach hinten gerichtete Grube, der Hinterdarm (*HD*) ist tief vorgedrungen und stöfst mit seinem blinden Ende auf das Entodermsäckchen. Die Thorakoabdominalanlage ist vorn hoch erhoben; zwei grofse, elliptische Kerne bezeichnen die Lage der Knospungszone. Das Mesoderm, aus den beiden Zellformen bestehend, liegt unter der Bauchplatte. Das Urdarmsäckchen, oder wie wir jetzt sagen können, die Mitteldarmanlage (*MD*) hat sich nach vorn und hinten weiter ausgedehnt; die Entodermzellen sind mit Dotter gefüllt. Die zugehörigen Kerne liegen in der peripheren Protoplasmaanhäufung.

Die Schnitte, Taf. IX, Fig. 68—104, sind bei stärkerer Vergröfserung gezeichnet und stellen nur die Bauchplattenabschnitte und z. T. die darunter liegenden Partien dar. Wir betrachten wieder zuerst die Ectodermverhältnisse:

Fig. 75 enthält Ectoderm der vorderen Partie. Das Verhalten der Augenanlagen ergibt sich aus Fig. 48—71 und Fig. 76—79, wo die Krystallzellen (*K K*) nichts von vorigem Stadium Abweichendes zeigen. Die Augeneinstülpung (*A E*) ist in Fig. 69 und 70 im Längsschnitt und Fig. 78 im Querschnitt getroffen. Auf der rechten Seite des letzteren ist noch die Einstülpungsgrube sichtbar. Aus den Schnitten ergibt sich nun, dass sich dicht an diese Einstülpung etwas nach hinten und innen zu, eine leichte Ectodermverdickung anlegt, Fig. 69, 70 und 78 (*G. o.*), welche als Ganglion opticum zu deuten ist. Dies und das sonstige Verhalten der Augen, das Abheben der Augenstiele, haben mich auch dazu bestimmt, die betreffende Region als ein Segment zu zählen, ohne jedoch die Frage, ob die Augenstiele einer Extremität homolog sind, entscheiden zu wollen.

Das Verhalten der segmentalen Ectodermverdickungen, sowie der Extremitätenausstülpungen ist aus den Figurenerklärungen deutlich zu ersehen. Ueberall läfst die Stellung der Zellen und ihrer Kerne auf Druckwirkungen von aufsen her schliefsen. Besonders weit vorgeschritten erscheinen die Mandibeln, welche auf den hintereinanderfolgenden Schnitten, Fig. 91—97, auftreten. Aus den seitlichen Längsschnitten, Fig. 68—70, ist eine erheblich zu nennende Vermehrung der Segmente ersichtlich. Die Segmente V, VI, VII sind an den Ectodermaufwulstungen kenntlich. Der dem Anschein nach als Nauplius zu bezeichnende Embryo besitzt also bereits die ersten sichtbaren Spuren der drei Segmente, welche die Maxillen und das erste Kaufufspaar tragen. Hinter Segment VII ist auf sämtlichen Längsschnitten eine Anzahl grofser, ellipsoidischer, quergestellter Kerne bemerklich, die also eine ringförmige Zone um das Thorakoabdomen bilden, welche, wie es scheint, hinten noch geöffnet ist. Dies ist die Knospungszone (*KZ*); sie wurde mit dem Thorakoabdomen gehoben, indem sie nach vorn die neuen Segmente hervorsprossen liefs. Dieselbe Vorstellung erlangt man, wenn man die Knospungszone (*K Z*) auf den Querschnitten, Fig. 96—101, studiert, welche von einem Embryo entnommen sind, der die in Rede stehende Zone besonders deutlich besafs. Fig. 96—98 treffen die ventralen, hier nach vorn gelegenen Teile derselben, während Fig. 99—101 die Seitenteile enthält, die also die Hinterdarmanlage umgreifen. Sie besteht aus mächtigen Zellen, die oft in Teilung begriffen angetroffen werden (Fig. 96). Die aus ihnen hervorgehenden nach vorn, auf der Zeichnung nach unten, gelegenen Segmente sind aus auffallend regelmäfsigen, wie die Quadersteine einer Mauer angeordneten Elementen aufgebaut (Fig. 98).

Das Thorakoabdomen ist rings von einem tiefen Graben umgeben; die zu den Seiten liegenden Erhebungen gehen, wie bemerkt, in die Bildung des Thorakalschildes ein.

Was nun die oben erwähnten Ganglienwülste anlangt, so sind sie auf den Schnitten mit *G* III bis *G* V bezeichnet, während das Oberschlundganglion die Signatur *OSG* trägt.

Sämtlich erscheinen sie als leichte Aufwulstungen, aus denen bald Verdickungen des Ectoderms werden. Aufserdem sind die sie zusammensetzenden Zellen gröfser, rundlich und mit umfangreicheren kugligen Kernen versehen. (Vergl. z. B. Fig. 80, 81, 84.) Die Verdickungen treten segmentweise auf; dazwischen liegen leichte Wülste (*W* in Fig. 86 u. a.). Zwischen den Ganglienwülsten ist wieder die seichte Medianrinne (Fig. 89 *R* u. anderwärts) zu erkennen. Sie wird erst hinter dem Lippenwulst (Fig. 84 *Lb*) resp. hinter der Mundöffnung (Fig. 85 *Mr*) deutlich. Zwischen den Gehirnanlagen ist die Medianregion im Gegensatz zu obigem Verhalten sogar hervorgewölbt (Fig. 78—83), und an diesen Stellen bemerkt man wieder die nach statischen Gesetzen geordneten Elemente, von denen die mittleren senkrecht stehen, während die seitlichen wie die Steine in einem Gewölbe gestellt sind; die mittlere Zelle entspricht dem Schlufsstein.

Die erwähnte Medianrinne bietet nun einige von Bedeutung scheinende Verhältnisse, weshalb ich von Fig. 85—95 die aufeinanderfolgenden Schnitte ausnahmslos gezeichnet habe.[1]) Schon in Fig. 85—88 sind die mittleren, tieferen Teile der ectodermalen Medianrinne zwei- oder dreischichtig, bis endlich in Fig. 89—93 eine tiefe Einstülpung dieser Rinne erfolgt. Es macht den Eindruck, als sollte der Einstülpungsprozefs in den Regionen des dritten Ganglions eingeleitet werden, ohne jedoch wirklich zu Stande zu kommen, während im vierten Segment die mittleren Zellen nach der Tiefe ausweichen und den deutlichen Einstülpungskanal zu Stande bringen. Weiter nach hinten verflacht sich die Rinne wieder und in Fig. 96 sind die mittleren Teile sogar herausgewölbt. Diese Wölbung ist aber durch die dort erfolgende Umbiegung des Thorakoabdomens verursacht.

Sollen wir nun dem Krebs eine Medullarrinne vindizieren? Oder sollen wir diese Ähnlichkeit mit der Wirbeltierentwicklung als bedeutungslos bezeichnen? Wir werden später das Schicksal der Rinne und der benachbarten Regionen so genau, wie unter den vorhandenen, schwierigen Verhältnissen möglich, weiter verfolgen.

Die Schnitte in Fig. 102—104 zeigen das Ectoderm hinter dem Thorakoabdomen.

Das Entoderm, dessen Verhalten in den wesentlichen Beziehungen schon aus Fig. 66 hervorgeht, ist nur bei den Längsschnitten und auf den beiden ersten Querschnitten berücksichtigt. Was hier hervorzuheben ist, bezieht ich auf die Zellkerne (*EK*), die ganz

[1]) Die Schnitte von Fig. 75—104 sind ein und derselben Serie entnommen. Ebenso die von Fig. 68—74.

bedeutende Dimensionen angenommen haben und sich lebhaft zu vermehren scheinen, da man in manchen Entodermelementen bis zu fünf Kerne antrifft.

Ferner zeigen sich in vielen von ihnen Elemente des sekundären Mesoderms. Die Dotteraufnahme seitens der Entodermzellen hat zugenommen, damit steht jedenfalls im Zusammenhang, dafs sich dicht unter der Bauchplatte nur noch wenige und mehr vereinzelte Dotterballen finden; der Raum daselbst ist mit Serum angefüllt. Die in der Nähe der Hinterdarmeinstülpung liegenden Entodermzellen nehmen keinen, oder nur sehr wenig Dotter auf. Sie sind auch erheblich kleiner als die übrigen. Aus den Fig. 70—74 geht hervor, dafs der Verschlufs des Mitteldarms bereits vollzogen ist; das blinde Ende des Hinterdarms berührt das Entoderm in Fig. 73; noch deutlicher wie hier, sieht man später, dafs eine Kommunikation der beiden Hohlräume nicht stattfindet. Nachträglich sei bemerkt, was auch früher schon hervorgehoben wurde, dafs die Nahrungsdotteraufnahme vielen Unregelmäfsigkeiten bei verschiedenen Individuen unterliegt. Oft ist die Mitteldarmhöhle nicht so deutlich zu erkennen.

Das Mesoderm besteht aus den beiden verschiedenen Bestandteilen, die an Zahl der Elemente erheblich zugenommen haben. Die des primären Mesoderms, die in den früheren Stadien lose beieinander oder zerstreut waren, lassen jetzt die Tendenz erkennen, sich zu festeren, gröfseren Massen zu vereinigen. In Fig. 68 und 69 glaube ich auch bemerken zu können, dafs das Bestreben vorliegt, segmentweise sich zu gruppieren. Eben solche Anhäufungen habe ich schematisch angedeutet in Fig. 87—95. Ich kann indessen nicht behaupten, dafs ich eine Spur von segmentierter Leibeshöhle hier mit Sicherheit gefunden hätte. Im Stadium J, Taf. XII, Fig. 192 u. a. treten aber in den letzten Abdominalsegmenten Höhlen auf, die man wohl als segmentierte Leibeshöhle deuten kann. In den drei hintersten Querschnitten, Fig. 102—104, liegt unter dem Ectoderm eine gröfsere Anhäufung von primären Mesodermzellen, die in Fig. 102 noch getrennt, aber in symmetrischer Anordnung liegen. Sie sind nach meiner Auffassung die erste sichtbare Spur der Herzanlage *H.* [1])

---

[1]) Balfour bemerkt in Nr. 12, Bd. 1, pag. 496 in einer Anmerkung, ich lasse in meiner ersten Arbeit (Nr. 4) bald das Herz aus dem äufseren und bald aus dem mittleren Blatt entstehen. Nun ist aber meine dort gegebene Zeichnung (Nr. 4, Fig. 34) nicht wohl mifszuverstehen und aufserdem schrieb ich (l. c. pag. 141): „Unter dieser Aufwulstung (des Ectoderms) legt sich bereits das Herz an“ und ferner pag. 160: „Unter dieser Hervorwölbung liegen nun eine grofse Menge primärer Mesodermzellen (*h*), welche als die erste Anlage des Herzens zu deuten sind.“ Balfours Bemerkung beruht also auf einem Irrtum.

Was nun die sekundären Mesodermzellen anlangt, so sind sie in dem vorliegenden Stadium nicht nur häufiger geworden, sondern haben sich auch weiter verbreitet. Ueberall unter dem Ectoderm der vier vorderen Segmente sind sie zu finden, ja sogar auch mitten in dem äufseren Blatt zwischen dessen Elementen. So in Fig. 71—74, 82, 83. Auch mitten im Thorakoabdomen liegt eine solche (Fig. 69); die meisten befinden sich zwischen dem Ectoderm der Bauchplatte und dem ihr zugewandten Entoderm. Ferner liegen viele der fraglichen Gebilde mitten in den Entodermzellen, wie man aus Fig. 68—74 entnehmen kann. Noch deutlicher erscheinen die hier in Betracht kommenden Verhältnisse in Taf. VIII, Fig. 67, wo sechs Entodermzellen aus der ventralen Wand des Urdarmsäckchens nebst der der Bauchplatte zugewendeten Umgebung mit Dotter und sekundären Mesodermzellen bei stärkerer Vergröfserung dargestellt sind. Die untere Grenze der Entodermzellen in der Zeichnung gehört dem Urdarmlumen an. In den Elementen des Entoderms bemerkt man nun aufser dem mehr oder weniger körnigen Protoplasma (*Pr*), zahlreiche Vakuolen (*Oe*) und Dotterballen (*DB*) verschiedener Gröfse; beiderlei Gebilde stammen aus dem Dotter. Die Kerne der Entodermzellen *K* sind meist von ellipsoidischer Gestalt, mit einem oder mehreren stark tingierten Kernkörperchen (*k*) versehen. Die Anzahl der Kerne in einer Zelle ist verschieden, und hier und da bilden einige nierenförmige oder maulbeerartige Massen. In den Entodermzellen liegen nun auch die kugligen Elemente des sekundären Mesoderms; man bemerkt in jedem das feinkörnige Protoplasma und die hellen Vakuolen. Ebenso finden sich in jedem dieser Gebilde mehrere stark tingierte Körperchen, die in ihrem optischen Verhalten sofort an die Kernkörperchen der Entodermkerne erinnern. In einigen jedoch (z. B. in *a*) sind eine geringere Anzahl dieser Körperchen, dafür aber ein oder zwei zellkernartige Gebilde. In der mit *b* bezeichneten Kugel hat dieser Kern sich um eine Vakuole herumgelegt in ähnlicher Weise, wie sich die gröfseren Entodermkerne zuweilen den Dotterballen anschmiegen. (Vergl. Taf. VIII, Fig. 56 ff.) Ganz die gleichen zellartigen Gebilde liegen nun auch aufserhalb des Entoderms. Die mit *e* bezeichneten haben mehrere kleine Körperchen, die mit *d* markierten aber haben vollständig den Charakter von Zellen mit einem ächten Zellkern, der einen oder zwei Nucleolen enthält. Man halte fest, diese letztgenannten, unzweifelhaft als Zellen anzusprechenden Gebilde, liegen hier in unmittelbarer Nähe des Entoderms, wo Mesodermzellen der ersten Art überhaupt nicht hinkommen. Die mit *c* bezeichnete Zelle liegt dicht an der zweiten Entodermzelle, welche an der Berührungsstelle etwas eingezogen zu sein scheint; noch andere liegen mitten im Dotter aber in der Nähe der Entodermgrenze; da wo das dichtere, im Leben flüssige Serum liegt, sind die sekundären Mesodermelemente

weiter gerückt. Noch müssen folgende Punkte erwähnt werden: In Fig. 67 und 68—74 liegen die sekundären Mesodermelemente, die im Innern der Entodermelemente sich befinden, bis auf wenige Ausnahmen in der Nähe der Zellkerne, also der Bauchplatte genähert. Auch erscheint die Anzahl derselben innerhalb einer Zelle im umgekehrten Verhältnis zu der Zahl der grofsen Entodermkerne zu stehen. Wo mehr Kerne sind, sind weniger der fraglichen Elemente. Vergleiche Fig. 69, 71, 72, 74 *me* u. a. So finden sich in Fig. 74 in einer Entodermzelle nicht weniger als fünf Kerne (*EK*); die rechts danebenstehende hat gar keinen Kern, wohl aber fünf der sekundären Mesodermzellen. Ähnliches wird man — mit wenigen Ausnahmen — auf den übrigen Schnitten konstatieren können.

Wie wir gesehen, treten die fraglichen Gebilde zuerst in Stadium D (Taf. VII) auf, nehmen in E (Taf. VIII) an Zahl zu, erreichen das Maximum in Stadium F (Taf. IX) und sind in Stadium G (Taf. X) nur noch spärlich anzutreffen (Taf. X, Fig. 125—129, 141, 142, 144). Noch später lassen sie sich nicht mehr auffinden. Wohl aber hat sich dann die Zahl der lose umherwandernden, nicht zu festen Massen, Muskelanlagen, Bindegewebsbestandteile etc., vereinigten Mesodermzellen vermehrt.

Überblickt man die mittelst der angewandten Untersuchungsmethode eruierbaren und in Obigem zusammengestellten Thatsachen, so wird man dem nachfolgenden Erklärungsversuch Berechtigung nicht versagen.

Die fraglichen Elemente sind als Zellen zu deuten, deren Kerne nicht immer die Beschaffenheit gewöhnlicher Zellkerne haben, dieselbe aber früher oder später erlangen (Fig. 67 a—e). Sie nehmen ihren Ursprung innerhalb derjenigen Entodermzellen, welche die ventrale Wand des Urdarmsäckchens zusammensetzen durch eine näher zu erforschende Art endogener Zellbildung, bei welcher die in der Mehrzahl in den Elementen des Entoderms vorhandenen Kerne eine wichtige Rolle zu spielen scheinen. In den dem Stadium D vorangehenden Entwicklungsperioden hat jede Entodermzelle meist nur einen Kern; dies trifft auch noch zum Teil für Stadium D zu. Bald vermehren sich aber die Entodermkerne ganz erheblich und endlich beginnen die sekundären Mesodermzellen aufzutreten. Wenn eine gröfsere Zahl der sekundären Mesodermzellen in den Entodermelementen liegen, so scheint das Kernmaterial verbraucht zu sein. Es wandern nun aller Wahrscheinlichkeit nach diese Zellen, deren Kerne anscheinend noch in der Metamorphose sich befinden, aus dem Entoderm aus und begeben sich unter die Embryonalanlage. Die betreffenden Contouren des Entoderms lassen oft noch Spuren dieser Wanderung erkennen. Ob sie wirklich aktiv auswandern oder auch ausgestofsen werden, ist nicht festzustellen gewesen. Sie begeben sich nun unter die übrigen Mesoderm-

zellen und sind bald nicht mehr von ihnen zu unterscheiden. Aus diesem Grund führte ich für sie den Namen „sekundäre Mesodermzellen“ ein, während die älteren Urmesodermzellen als primäre bezeichnet wurden. Da die letzteren die Tendenz zeigen, zu kompakteren Massen zu verwachsen, so darf man wohl vermuten, dafs die sekundären Mesodermzellen die Blutzellen liefern werden. Schon in meiner ersten Arbeit (Nr. 4) habe ich die diesbezüglichen Verhältnisse im Grofsen und Ganzen so dargestellt und war mir auch wohl bewufst, dafs nicht alles in Hinsicht auf diese Gebilde aufgeklärt ist. Vor allem fehlt eine Untersuchung dieser Elemente in frischem Zustand und mit andern Methoden. [1])

Dritter Abschnitt.

Litteraturangaben, Vergleiche und Allgemeines.

Beschränkung des Raumes und Mangel an Zeit nötigen mich, bei Besprechung der Litteratur kurz zu sein. Ich werde daher vorzugsweise die Arthropodenentwicklung berücksichtigen und mich weitgehender, theoretischer Erörterungen enthalten.

Bezüglich der Flufskrebsentwicklung müssen besonders die klassischen, von mir zum Vorbild genommenen Werke von Rathke, Lereboullet und Bobretzky hervorgehoben werden. Siehe Litteraturverzeichnis Nr. 1, 3 und 7. [2]) Während Rathke mit meisterhafter Klarheit trotz der geringfügigen Hilfsmittel der damaligen Zeit die Entwicklung der äufseren Leibesformen und manches auf den Dotter bezügliche schildert, gebührt Bobretzky das Verdienst, zuerst die Entwicklung der Keimblätter eruiert und die Entwicklungsvorgänge auf die modernen Anschauungen hin geprüft zu haben.

---

[1]) Die Bemerkungen in der deutschen Übersetzung von Balfours Handbuch der vergl. Embryologie, pag. 486, wonach meine „Beschreibung der sekundären Mesoblastzellen nicht sehr klar noch genügend sei“, und ferner, dafs meine „Beobachtungen nicht ganz klar seien“, sind ungerechtfertigt, wie aus einem an mich gerichteten Brief des trefflichen Balfour hervorgeht. Ich schickte ihm Präparate, die er für ausgezeichnet erklärte. Er schrieb mir bezüglich der oben erwähnten Bemerkungen: „I may say however that I never doubted the accuracy of your figures of the secondary mesoblast“ — und hinsichtlich des zweiten Punktes schreibt er: „the english is: on not very clear evidence“.

[2]) Nr. 3 ist mir nicht zugänglich gewesen; ich citiere Lereboullet nach meiner ersten Abhandlung (Nr. 4), bei deren Bearbeitung ich das Werk in Händen hatte. Nr. 7 ist russisch geschrieben; ich citiere daher nach dem Bericht in „Hofmann & Schwalbe, Jahresberichte“ — Bd. II, 1875.

Als Bauchplattenanlage im modernen Sinn beschreiben die drei genannten Forscher die von mir als Entodermscheibe gedeutete Platte in Stadium A, während die übrigen vier Platten erst spätere Erwähnung finden.

Rathke (Nr. 1, pag. 9) hatte nun zwar früher das die ganze Eikugel bedeckende Blastoderm gesehen, meinte aber, dafs sich der gesamte „Keimstoff“ zu einer annähernd kreisrunden Scheibe („Entodermscheibe“) zusammenziehe. Die Kopflappen beschreibt er erst später (pag. 13). Lereboullet (Nr. 3, pag. 256) nennt die erwähnte Platte „la tâche embryonnaire“ und schreibt ihr mehrere Zellschichten zu. Es steht aber zu vermuten, dafs er den Mesodermkeim vor der Entodermscheibe beobachtet hat, wo ja, wie ich oben beschrieb, schon einige Zellen abgelöst sind und tiefer liegen. Bobretzky dagegen bezeichnet die in Rede stehende Scheibe als einschichtig. Mayer (Nr. 33) erwähnt bei andern Decapoden die Entodermscheibe und die Kopflappen, nicht aber die Thorakoabdominalscheiben. Er bezeichnet das Zusammenwachsen der drei getrennten Blastodermregionen als „Curiosum“, welches auf Schein beruhe, da ja die übrigen Teile des Blastoderms auch in das definitive Ectoderm übergehen. Obwohl das letztere vollkommen in Richtigkeit ist, möchte ich doch das Auftreten der vier symmetrisch gelegenen, identische Kurvensysteme enthaltenden Platten, die nun in höchst bemerkenswerter Weise zusammenwachsen, nicht ohne weiteres als bedeutungslos ansehen.

Den halbkreisförmigen Graben bei Beginn der Entodermeinstülpung beschreibt Rathke auf pag. 12 ff. Auch die Ringfalte beschreibt er und die Einstülpung des von ihr begrenzten Hügels; Rathke liefs sich aber von der nun deutlich werdenden Thorakoabdominalanlage täuschen und glaubte, der Entodermhügel wachse wieder heraus. Er meinte, dieser früher eingestülpte Hügel werde zum Schwanz des Krebses. Später fand er nun im Innern die neurale Wand des Urdarms (pag. 28), nennt dieselbe „Schleimblatt“, konnte aber freilich nichts von dem Ursprung derselben angeben. Lereboullet (Nr. 3, pag. 257 ff.) beschreibt auch die Einstülpung, bezeichnet dieselbe als „la fossette embryonnaire“, verfiel aber in denselben Irrtum, wie Rathke. Nur den hinteren Teil des Hügels läfst er in den Dotter in Form einer Rinne eindringen und sich in demselben verbreiten. Der Ursprung des Abdomens blieb ihm unbekannt. Den Entodermsack („sac vitellaire“) hielt Lereboullet für eine Neubildung, die später mit dem Hinterdarm in Verbindung treten würde. Bobretzky, der sich anfangs an die Angaben von Lereboullet hielt, gab erst später eine richtige Schilderung des Gastrulationsprozesses in Nr. 13, pag. 186, Anmerkung. Die auf anscheinend nur gelegentlichen Beobachtungen beruhenden Angaben von Schimkewitsch

in Nr. 32, pag. 304, sind geeignet, den von Bobretzky (Nr. 7 und 13) und mir (Nr. 4) klargestellten Einstülpungsprozefs des Entoderms wieder zu verdunkeln. Hinsichtlich der Art und Weise, wie der Nährdotter in das Innere der Entodermzellen gelangt, nimmt Bobretzky einen endosmotischen Prozefs an, während dies nach meinen Beobachtungen auf mehr mechanische Weise geschieht.

Das Mesoderm des Flufskrebses wurde zuerst von Bobretzky nachgewiesen; er verlegt dessen Ursprungsstelle an den steil nach vorn abfallenden Urmundrand. Bei der Schliefsung des Urmundes sollen sich auch einige Zellen von dem Hals des Entodermsackes abschnüren und zu Mesodermzellen werden. Hiermit stehen meine Beobachtungen im Einklang; nur konnte ich schon vor der Einstülpung Mesodermelemente nachweisen. Von den sekundären Elementen des Mesoderms erwähnt Bobretzky nichts.

Hinsichtlich der Ableitung des Mesoderms bei andern Crustaceen mag folgendes erwähnt werden. Bei *Palaemon* scheint das Mesoderm vom untern abzustammen (Nr. 8), bei *Peneus* nach Häckel (Nr. 9, pag. 450 ff.), am Mundrand der Gastrula. Die Peneusgastrula ist hinsichtlich der Form von der bei *Astacus* erheblich verschieden, indem erstere die einachsige Grundform repräsentiert, während die Gastrulation bei *Astacus* entschieden von bilateralem Typus ist und gleichzeitig mit einer Reihe anderer Entwicklungsprozesse stattfindet, welche beweisen, dafs die einachsige Grundform hier nicht vorhanden ist. Bei *Oniscus* ist nach Bobretzky (Nr. 13) für Entoderm und Mesoderm eine gemeinsame Anlage anzunehmen in Form eines unter dem Blastoderm liegenden Zellhaufens.

Es herrscht also hier wenig Übereinstimmung. Ich suchte in Nr. 4 eine Abstammung vom Entoderm wahrscheinlich zu machen, mufs aber jetzt mich dahin äufsern, dafs bei der Unmöglichkeit exakter Unterscheidung zwischen Ectoderm und Entoderm an ihrer Übergangsstelle die Frage im Grunde genommen eine noch offene ist. Ob sich an andern Crustaceen die grofsen Urzellen des Mesoderms vielleicht genauer nachweisen lassen, als mir dies nach langer Bemühung gelungen ist, mufs dahingestellt bleiben. Immerhin bleibt aber die ausnehmende Gröfse einiger Elemente der frühen Mesodermanhäufungen bemerkenswert.

Bei den Insekten (*Hydrophilus,* Biene in Nr. 14 und 16, *Musca, Lina* in Nr. 15 u. a.) werden von Kowalevsky, Bütschli und Graber Einstülpungsprozesse beschrieben, die mit der Gastrulation von *Astacus* gar manche Analogien bieten, was ich auch schon in Nr. 4 hervorhob. Allein aus den eingestülpten Zellen bei Insekten nimmt das Mesoderm seinen Ursprung, während das Entoderm aus den bei Schlufs der Furchung im Dotter zurückgebliebenen Zellen sich zusammensetzt.

O. & R. Hertwig (Nr. 17, pag, 70) tragen kein Bedenken, die Einstülpung bei Insekten in jeder Beziehung der Gastrulaeinstülpung der übrigen Tiere zu vergleichen, worauf auch ich schon aufmerksam machte (Nr. 4, pag. 179).

Bei den Spinnen scheinen nach Balfour (Nr. 12, Bd. I, pag. 415) auch wenig Ähnlichkeiten vorzuliegen; bemerkenswert ist Fig. 199 l. c., wo der Mesodermkeim als ein Häufchen Zellen erscheint, die unter der Bauchplatte liegen. Auch hier, wie bei den Insekten, entsteht das Entoderm aus Zellen im Innern des Nährdotters und nicht durch eine Einstülpung.

Anhangsweise möchte ich an die Vorgänge bei der Gastrulation von *Triton* erinnern (Nr. 18), die eine gewisse Ähnlichkeit mit denen von mir bei *Astacus* geschilderten nicht verkennen lassen. Auch bei *Triton* entsteht bei Beginn der Gastrulation eine „hufeisenförmig gekrümmte Rinne" in der Blastula, die über die Lage der Hauptebenen und Axen des zukünftigen Tieres orientiert. Auch hier bezeichnet der Gastrulamund das hintere Ende. Nun beschreibt Hertwig weiter, die hufeisenförmige Rinne gehe in eine kreisförmige über, das von derselben umschriebene Feld werde immer kleiner und der Ruskonische Dotterpfropf fülle den Zugang zur Gastralhöhle aus. Dieser Dotterpfropf würde dann dem geschilderten Entodermhügel bei *Astacus* entsprechen. Der eingestülpte Teil wird auch bei *Triton* zum Entoderm und ebenso entsteht hier das Mesoderm am Urmundrand. Bezüglich der Abstammung des Letzteren bemüht sich O. Hertwig, seine Abstammung vom Entoderm wahrscheinlich zu machen. Nur das Vorhandensein der Dotterzellen und das Auftreten des Mesoderms als solide Zellmassen stören die Analogien. Ich würde es nicht als zulässig erachten, diesen Ähnlichkeiten ohne weiteres tiefere Bedeutung beizumessen. Immerhin ist die Sache bemerkenswert.

Hinsichtlich der von mir als sekundäres Mesoderm bezeichneten Elemente und der bei ihrer Entstehung im Entoderm beschriebenen Vorgänge sind folgende Angaben in der Litteratur zu erwähnen:

Weismann (Nr. 20, pag. 65) beschreibt bei *Musca vomitoria* vielkernige Zellen. Bütschli (Nr. 16, pag. 556) hat bei der Schilderung der Entwicklung des Herzens der Biene ähnliche Zellen gesehen und deutet sie als die späteren Blutkörperchen. Beschreibung und Zeichnung (l. c. Fig. 36, 37, 38) stimmen in vielen Beziehungen mit den von mir gegebenen überein, nur treten die fraglichen Elemente bei der Biene später auf. Über ihre Herkunft macht Bütschli keine Mitteilung. Dohrn (Nr. 19, pag. 117 ff.) erwähnt Zellen im Dotter von *Bombyx mori,* welche er mit den von Weismann und Bütschli beschriebenen vergleicht. Sie stammen nach Dohrn nicht vom Keimstreifen ab, sondern bilden sich im

Dotter; er fand sie sowohl zwischen den Dotterschollen, als auch innerhalb derselben. An Lepidoptereneiern, die Dohrn an der Unterseite der Blätter von *Hydrocharis morsus ranae* fand, sah er auch, dafs diese Zellen eine bedeutende Anzahl von Kernen enthielten. Hier waren die Zellen im ganzen Leib des Embryo zerstreut, besonders aber waren sie in der Nähe der Einstülpungen des Vorder- und Hinterdarmes angehäuft. Auch das Wandern dieser Zellen beschreibt er und vermutet, sie würden zu Blutkörperchen, resp. sie seien an der Bildung des Fettkörpers beteiligt.

Bei der Schilderung der ersten Entwicklungsvorgänge in Gadoideneiern schildert Haeckel (Nr. 9, pag. 442) amöboide Zellen, welche im Entoderm ihren Ursprung nehmen, wandern und sich teils in Blutzellen, teils in Bindegewebs- und Pigmentzellen verwandeln.

Ein- bis mehrkernige Dotterzellen werden auch von Tichomirof (Nr. 21, 1882) in den Embryonen von *Bombyx mori* beschrieben, die ohne Zweifel den mehrkernigen Entodermzellen von *Astacus* entsprechen. Ebendaselbst wird ferner angegeben, dafs die Mesodermelemente sowohl vom Ecto- als auch vom Entoderm abstammen. Die Blutkörperchen sollen nach Tichomirof aus dem Dotter stammen.

Alle diese Angaben lassen sich mehr oder weniger mit meinen Beobachtungen bezüglich der sekundären Mesodermelemente in Einklang bringen. Damit wäre dann auch die Beteiligung des Entoderms an der Mesodermbildung in späteren Stadien sehr wahrscheinlich geworden.

Die beiden Kopflappen werden von Rathke (Nr. 1, pag. 13) als zwei nebelartige Flecken beschrieben, welche allmählich keulenförmig werden und dem Keimstreifen die Form eines „Kartenherzens“ geben. Da sie anfangs erheblich weit von der von ihm als „Keimscheibe“ bezeichneten Entodermplatte entfernt sind, nur aus wenigen, dichteren Zellen bestehen (Fig. 1) und weit auseinander liegen, übersah er dieselben. Auch mir erging es bei meinen ersten Untersuchungen ebenso, zumal die Stelle der Entodermscheibe immer sich von selbst nach oben stellt, die Kopflappen also nicht leicht mehr von oben gesehen werden können.

Wir haben bei der Beschreibung der vorliegenden Verhältnisse gesehen, dafs man in den vorderen Kopflappenteilen bereits deutlich Augenbestandteile erkennt, die sich gut weiter verfolgen lassen. Diesbezügliche Angaben anderer Forscher sind mir nicht bekannt.

Die Reihenfolge der Entstehung der beiden Antennenpaare und der Mandibeln wird von Lereboullet gerade so wie von mir angegeben (Nr. 3, pag. 267). Nach Rathke entstehen beide Fühlerpaare gleichzeitig. Lereboullet (ib.) läfst die Mandibeln aus der

„Fossete embryonnaire“ hervorwachsen; auch Rathke bezeichnet dieselben als Reste der Ringfalte oder wenigstens befinden sie sich nach R. da, wo früher die Ringfalte war. Diese Angaben sind entschieden irrtümlich. Alle drei Extremitätenpaare enstehen nämlich in den nach hinten verlängerten Kopflappenanlagen. Bemerkenswert dabei ist die aus Fig. 2—9, Taf. I—III ersichtliche Ähnlichkeit der dabei auftretenden Trajektoriensysteme, an denen sicherlich durch eingehendes Studium und mathematische Behandlung manches Interessante und Wichtige zu eruieren sein wird. Auch die bei der Thorakoabdominalentwicklung ebenfalls auftretende Faltenbildung in der hinteren Region, die erst nach aufsen, dann nach vorn und innen vordringt und so die Erhebung und Abschnürung bewirkt, scheint mir in dem gleichmäfsigen Verlauf des Prozesses ein einfaches, mechanisches Gesetz zu bergen, dessen Feststellung uns um einen bedeutenden Schritt vorwärts bringen würde.

Bezüglich der in vorigem Abschnitt genauer geschilderten Entwicklung der Thorakoabdominalanlagen ist eine Angabe Balfours zu erwähnen (Nr. 12, I. Bd., pag. 486), nach welcher bei den Loricaten ähnliche Verhältnisse obwalten. Bei meiner ersten Untersuchung (Nr. 4) sind mir die Einzelvorgänge entgangen. Wichtig erscheint mir das durch anfangs indifferentes Blastoderm getrennte Auftreten der Thorakoabdominalscheiben, die identischen, trajektorischen Kurvensysteme in denselben, ihre Vereinigung in der Mitte, wobei ein erheblicher Druck nach der Medianlinie stattzufinden scheint, der die geradlinige Anordnung der mittleren Zellen verursacht, und endlich die hintere Falte, die ähnlich wie bei den Extremitäten nach aufsen und vorn und schliefslich nach der Mitte zu weiter greift und den Erhebungsprozefs der ganzen Anlage einleitet. Wie nun der weitere Verlauf zeigt, entwickelt sich aus den oberen Teilen dieser Erhebung das Telson, aus den nach vorn gelegenen Partien aber die übrigen Körpersegmente, welche aus der Knospungszone von hinten nach vorn hervorsprossen. Da nun aus dieser Knospungszone auch noch zwei Kopfabschnitte (Maxillarsegmente) sich entwickeln, so ist die Bezeichnung als Thorakoabdomen nicht ganz treffend.

Über die Knospungszone finde ich wenig Angaben. Bei *Peneus* treten nach Claus die Segmente auch in gleicher Reihenfolge auf wie bei *Astacus*.

Scyllarus entwickelt nach Dohrn (Nr. 22), wie *Astacus* im Ei einen langgestreckten, thorakoabdominalen Körperabschnitt, welcher gegen den vorderen Teil umgeschlagen ist.

Die Hinterdarmanlage (nebst dem After) geht nach Mayer (Nr. 33) bei anderen Decapoden aus der Gastrulaeinstülpung hervor. Auch Bobretzky (Nr. 7) hat keine selbständige Entwicklung des Hinterdarms beobachtet. Nach meinen Untersuchungen ist er

ein selbständiges Gebilde, welches mitten in der Thorakoabdominalanlage frühzeitig bei noch offenem Urmund auftritt. Der Urmund schliefst sich hinter der Hinterdarmanlage. Hervorzuheben ist, dafs er erst in späten Entwicklungsstadien — beim Ausschlüpfen — mit dem Mitteldarm in Kommunikation tritt, ein Verhalten, welches mit dem bei Insekten (Hymenopteren u. a.) identisch ist. Nach Bobretzky und Mayer, und auch ich war anfangs der gleichen Meinung, ist die Vereinigung der verschiedenen Darmabschnitte eine viel frühere.

Die erste Spur des Nervensytems entdeckte Rathke (Nr. 1) erst an dem Embryo mit bereits weit entwickelten Laufffüfsen, wo er auch die Schlundkommissuren beschreibt. Die Hirnganglien mufs er übersehen haben, da er angibt, dafs sich die Kommissurenanlagen nach vorn allmählich verlieren.

Hervorzuheben ist, dafs er die Abstammung des Nervensystems aus dem serösen Blatt (*Ectoderm*) bestimmt behauptet. Lereboullet (Nr. 3, pag. 282 ff.) sah die Ganglienkette in dem auf den Nauplius folgenden Stadium; er bildet auch einen derartigen Embryo ab (Fig. 49, fälschlich als Fig. 51 bezeichnet). Er beschreibt das Nervensystem als zwei undeutliche knotige Stränge, die um den Mund herumziehen und sich vor demselben mit einer undeutlichen Verdickung vereinigen. Letztere ist offenbar das Oberschlundganglion. Bobretzky (Nr. 8 und 9) spricht dem Embryo mit 3 Paar deutlich angelegten Extremitäten, also dem Nauplius, ein überall einschichtiges Ectoderm zu, was mit meinen Beobachtungen nicht übereinstimmt. Selbst an einem Embryo mit Maxillarfufsanlagen fand Bobretzky noch kein Nervensystem, welches von Lereboullet bereits hier gesehen wurde. Erst nach Anlage der Gehfüfse wird es von Bobretzky beobachtet. Er beschreibt eine in der Mitte des Bauchstrangs verlaufende, seichte Rinne, die jedoch mit der in ganz frühen Stadien auftretenden nicht identisch ist. Letztere wurde im vorigen Abschnitt mehrfach erwähnt und dieselbe wird auch von vielen Autoren bei anderen Arthropoden beschrieben.

Zaddach spricht von einer ventralen Längsfurche bei allen Gliedertieren (Nr. 23, pag. 7). Weismann erwähnt eine solche bei Chironomus (Nr. 20, pag. 14 und 15, Fig. 69) und bei *Musca vomitoria* (ib., pag. 56). Kowalevsky beschreibt bei *Hydrophilus* (Nr. 14, pag. 37) eine in der Mitte des Keimstreifens verlaufende Vertiefung, die von etwas erhabenen Rändern umgeben sei; doch spricht er derselben alle Bedeutung ab, indem er sagt (Nr. 24, pag. 112): „Die Bauchrinne der Arthropoden und Hirudineen spielt keine wichtige Rolle in der Bildung irgend welcher Organe“. Er erwähnt die Rinne auch bei der Biene (Nr. 14, pag. 49). Metschnikoff beschreibt bei *Limulia* (Nr. 25, pag. 399) und *Strongylosoma* eine ähnliche

Rinne (Nr. 26, pag. 257, Taf. 24, Fig. 11 und Taf. 25, Fig. 14 A). Auch bei andern Gliedertieren scheint diese Rinne verbreitet zu sein. Von Würmern ist *Euaxes* zu erwähnen, wo die Furche mit Flimmercilien versehen ist (Nr. 14, pag. 17). Auch Tichomirof's Schilderung der Entwicklung des Nervensystems von *Bombyx* (Nr. 21, 1882, pag. 143) stimmt mit diesen Angaben. Bei *Lumbricus* stülpt sich die fragliche Rinne tief ein und beteiligt sich an der Bildung des Nervensystems. (Vergl. Hatschek Nr. 27.) Leuckart läfst die Ganglien von *Hirudo* seitlich von einer Längsfurche entstehen (Nr. 28, pag. 703). Diese Medianrinne hat also in der That eine weite Verbreitung; ob sie eine tiefere, morphologische Bedeutung hat, oder ob Kowalevsky's oben erwähnte Ansicht richtig ist, ist zunächst nicht zu entscheiden.

Schliefslich möchte ich noch einmal auf die beschriebenen auf Taf. I—III zu beobachtenden Trajektorien zurückkommen, denen auch im wesentlichen die Stellung der Zellen auf den Schnitten entspricht. Nicht an allen Embryonen erscheinen diese Kurvensysteme mit gleicher Deutlichkeit; besonders gut sind sie bei solchen zu sehen, die durch Ebenmafs und Schönheit der Formen sofort auffallen. Im ganzen scheinen es immer gleiche, oder wenigstens nah verwandte konzentrische, resp. konfokale Kurvensysteme zu sein: Kreise, Parabeln, Ellipsen, Hyperbeln, die an den betreffenden Stellen symmetrisch geordnet aus unbekannten Gründen sich zu bilden anfangen, und, immer weiter umsichgreifend, die benachbarten Distrikte mit in die Bewegung ziehen, als ob Attraktionszentren vorhanden wären. (Vergleiche besonders Fig. 1, 5, 3, 4, 7.) Dabei behalten die zentralen Zellen, welche durch Gröfse und polyëdrische Gestalt der Kerne auffallen, lange Zeit ihre gegenseitige Stellung, — man mufs bedenken, dafs, wie aus Rathke's Werk zu ersehen, die Entwicklung ziemlich langsam vorwärts schreitet —, so dafs in den verschiedenen Stadien die einzelnen Partien an der charakteristischen Zellenanordnung immer leicht wieder zu erkennen sind.

Dies gilt besonders von den Krystallzellenanlagen, den Augeneinstülpungen, den Thorakoabdominalplatten, sowie von den Anlagen der Extremitäten. Als Systeme konzentrischer, orthogonal durchkreuzter, annähernd kreisförmiger Kurven treten aufser den vorderen Kopflappenteilen (Augenanlagen), die Thorakoabdominalscheiben, die Entodermscheibe, die Oberlippe und, wie es mir scheint, die Ganglienwülste auf (Fig. 8 und 9). Aber auch die Umgebung der im Zuwachsen begriffenen Gastrulaöffnung, sowie die Anlage des Thorakalschildes lassen Ähnliches wahrnehmen. Besonders hervorzuheben ist noch die Stellung der Längsachse der elliptischen Kerne bei den kreisähnlichen Trajektorien, die in der Regel eine radiäre ist. (Vergl. besonders Fig. 3, 4, 5, 7.) In den Kopflappen treten bald parabolische oder andere kegelschnittähnliche Kurven auf. Schwieriger sind die Kurven

der noch in der Kugelfläche liegenden Extremitätenanlagen zu bestimmen. Von hohem Interesse scheinen mir auch die Verschiebungen der Kurvensysteme beim Zusammentreffen zweier, früher getrennt gewesenen Anlagen, wo sich gerade Linien in der Medianebene bilden (Fig. 4—10). Beim Zusammenwachsen der beiden Hälften des Thorakoabdomens werden die früher in der Umgegend angehäuften Zellen, die sich in ihrer Anordnung bereits den beginnenden Formveränderungen anschlossen, mit gezogen; sie umgeben dann die vereinigte Platte wie ein Hof. Auch auf die Stellen, wo gleichsam neue Attraktionszentren auftreten, die um sich neue Gruppierungen erzeugen, sei nochmals hingewiesen. Man vergleiche in dieser Beziehung die allmähliche Entwicklung des ersten Fühlerpaares in Stad. D, E, E—F und F auf Taf. II und III, Fig. 4, 7—9; die Kurvensysteme dieser Antennen treffen mit denen der Augenanlagen zusammen und vereinigen sich mit ihnen in höchst bemerkenswerter Weise. Es macht den Eindruck (besonders in Fig. 8), als ob von den Kopflappen her Zellenzüge in die Extremitätenanlage hineinströmten, die dann durch die von aufsen eingreifende Falte zurückgedrängt und gebogen werden. Dafs die karyokinetischen Figuren Wegweiser bei der immerhin schwierigen Eruierung der Trajektorien abgeben, mag hier noch einmal hervorgehoben werden.

Im Ganzen machen auf mich die in Hinsicht der Anordnung der Zellen in den beschriebenen frühen Entwicklungsstadien des Flufskrebses obwaltenden Verhältnisse den Eindruck der Einfachheit. Es scheinen mir einige wenige Faktoren mafsgebend zu sein, einige einfache Gesetze alle einzelnen Entwicklungsvorgänge zu beherrschen, was sich auch in dem einheitlichen Entwicklungstypus der Extremitäten und des Thorakoabdomens ausdrückt. Ich bin der Überzeugung, dafs eine genaue, mit mathematischen Hilfsmitteln ins Werk gesetzte und ausschliefslich auf diesen Punkt gerichtete Untersuchung diesen Gesetzen näher kommen würde, als mir dies bisher möglich war. Bei der Wichtigkeit der Sache dürfte es nicht überflüssig sein, hier nochmals ausdrücklich hervorzuheben, dafs mein Freund Winter die in Tafel I—III enthaltenen Abbildungen selbständig und nur unter Zugrundelegung meiner Camerazeichnungen nach dem Präparat ausgeführt hat, und nichts aufnahm, worüber wir nicht beide vollkommen übereinstimmender Meinung waren.

II. Teil.

Entwicklung der Leibesformen und der Organsysteme.

Erster Abschnitt.

Entwicklung der Leibesformen.

Die im ersten Teil besprochene Entwicklungsperiode schliefst ab mit dem Stadium, wo der Embryo die drei Naupliusextremitäten deutlich erkennen läfst (Fig. 9, Taf. III). Die Augenanlagen liegen noch in der Kugelfläche ausgebreitet; das Thorakoabdomen trägt in dem vorderen Winkel die Knospungszone (Taf. IX, Fig. 68—74 und 96—100 *KZ*), aus welcher bereits noch zwei Segmente des Kopfes und das erste Brustsegment eben erkennbar sich entwickelt haben. In der Mitte des Thorakoabdomens liegt der After mit dem Hinterdarm; in der hinteren Region beobachtet man die hier noch wenig erhobene ventrale Thorakalschildfalte; das Centralnervensystem ist als Aufwulstung und Verdickung des Ectoderms in den Segmenten kenntlich; die Verdickung, welche zum Oberschlundganglion wird, hängt nach vorn mit einer Ectodermverdickung zusammen und diese letztere müssen wir zur Augenanlage rechnen. Mundöffnung, Lippe und Vorderdarm sind deutlich, die Herzanlage liegt als Gruppe von Mesodermzellen unter der Aufwulstung des Ectoderms hinter dem Thorakoabdomen; die primären Mesodermzellen sind gröfstenteils zu mehr oder weniger gröfseren Gruppen vereinigt, während der Mitteldarm, teilweise mit Dotter gefüllt, im Begriff steht, sich weiter im Dotter zu verbreiten. Das übrige Ectoderm hat noch keine Veränderungen erlitten, — seine Zellen stehen nur etwas dichter zusammen. Die unter der Embryoanlage entstandenen Hohlräume sind mit geronnener Substanz, Serum genannt, erfüllt, in welcher die sekundären Mesodermzellen schwimmen. Deutet man letztere als Blutkörperchen, so kann man den mit dem Kopf, einem Brustsegment, der Thorakoabdominalanlage mit der Knospungszone und dem Telson versehenen Embryo als auf einem Stadium stehend ansehen, in welchem sich alle

wichtigeren Organsysteme zunächst gesondert haben und nun anfangen, eigene Wege der Veränderungen einzuschlagen, welche zu den definitiven Verhältnissen führen. Nur die Geschlechtsorgane sind nicht zu finden, obwohl aus Analogien zu vermuten steht, dafs sie im Keim vorhanden sein werden.

Bei der Schilderung der nunmehr folgenden Veränderungen werden in nachfolgendem fünf Entwicklungstadien angenommen, die ich mit den Buchstaben G bis L bezeichne. Zunächst betrachten wir die Entwicklung der Leibesformen, wozu hauptsächlich die Abbildungen auf Taf. III—IV b, Fig. 10—14 benutzt werden. Aufserdem aber werden wir einige orientierende Schnitte berücksichtigen.

Stadium G.

Embryo mit angelegten Kaufüfsen.

(Taf. III, Fig. 10. Taf. III a, Fig. 10 a. Taf. X, Fig. 105—146.)

Während wir in der ersten Entwicklungsperiode ein allmähliches Zusammenziehen der Teile der Bauchplatte, also eine Verkleinernng der Embryonalanlage beobachteten, hat jetzt ein energisches Wachstum begonnen. Wie aus dem orientierenden Querschnitt Fig. 146, Taf. X, der vollständig und etwas schematisch abgebildet ist und durch das Thorakoabdomen geht, zu ersehen, hat das Ectoderm in der Umgebung der Embryonalanlage, auf dem Rücken und an den Seiten, — oder mit einem Wort: das Thorakalschild — immer noch wenig Fortschritte gemacht; der Schnitt beweist aber, dafs der früher annähernd kuglige Embryo nun in dorsoventraler Richtung sich abzuflachen anfängt. Die keulenförmigen Augenanlagen, Taf. III, Fig. 10, haben sich zwar erheblich vergröfsert, liegen aber noch in der Kugeloberfläche ausgebreitet oder sind nur wenig erhoben (Taf. X, Fig. 111—116). Die Krystallkegelzellen (*KK*) sind kenntlich an den länglichen, in konzentrischen Kurvenabschnitten angeordneten Kernen. Die Längsachse der Kerne steht senkrecht auf der Richtung der Kurven. Hinter den Krystallkegelzellen und etwas medianwärts ist eine hellere Zone (Fig. 10 a, *AE*) bemerklich. Aus dem Studium der Schnitte ergibt sich, dafs hier die durch Einstülpung und darauffolgende Abschnürung entstandene Ectodermanhäufung liegt.

Das weiter medianwärts gelegene System von Zellen in konzentrischen Kreisen (*G. o.*) ist offenbar identisch mit dem in Stadium F vorhandenen; es ist etwas umfangreicher geworden und erscheint jetzt als eine Ectodermaufwulstung, aus einer Verdickung bestehend, die sich im wesentlichen nicht von den übrigen segmentalen Verdickungen, die zur Bildung

des Nervensystems führen, unterscheiden läfst. Sie ist auch im Stadium H noch kenntlich und es ergibt sich ohne weiteres, dafs dies die Anlage der Sehganglien darstellt, die ich als Ganglion opticum (*G. o.*) bezeichnet habe. Ich entnehme auch aus den geschilderten Verhältnissen die Berechtigung, die Augenpartie als erstes Körpersegment zu bezeichnen. Weiter nach hinten folgen nun die übrigen Ganglienanlagen, die zu Gehirn und Bauchkette werden (Fig. 10 a, *OSG, G* IV, V etc.), von denen aber die hinteren durch das hervorsprossende und umgeschlagene Thorakoabdomen verdeckt werden.

In jedem Segment entstehen selbständige Ganglienwülste; zwei derselben, in Segment II und III, liefern das Oberschlundganglion.

In der Medianlinie zwischen den Ganglienwülsten zieht sich in den vorderen Segmenten eine seichte Rinne hin (Taf. X, Fig. 126—135.)

Von den Extremitäten lassen die Antennen und die Mandibeln bereits beginnende Gliederung erkennen und das zweite Fühlerpaar zeigt die Bifurcation im Anfangsstadium. Spuren dieser Zweiteilung kann man bereits im Stadium F, Fig. 9 wahrnehmen, wo die fragliche Extremität an ihrem vorderen Rand noch wenig hervorragt. Man wird aber an den dichter stehenden, in Bogen geordneten Zellen etwas nach aufsen zu die Exopoditanlage deutlich erkennen. Dafs sich auch das erste Maxillenpaar (*E* V) durch ähnliche Prozesse, wie die vorderen Extremitäten entwickelt, läfst sich aus der Figur entnehmen. Ebenso entstehen die hier durch das Thorakoabdomen verdeckten zweiten Maxillen und die Kaufüfse. Die früher halbkreisförmige Oberlippe ragt weit hervor und hat symmetrisch gelegene Einbuchtungen auf dem nach hinten gerichteten Rand; bemerkenswerth ist die regelmäfsige Zellenordnung in der Flächenansicht. Der Verlauf der seitlichen Lippenfalten und die durch ihn beeinflufst erscheinenden Trajektorien erinnern wieder lebhaft an den Modus der Extremitäten- und Thorakoabdomenentwicklung. Relativ die meisten Neubildungen hat aber das Thorakoabdomen (*Th. Abd.,* Fig. 10 a) aufzuweisen. Es ist nunmehr in der Längsrichtung gestreckt, läfst beginnende Segmentierungen erkennen und hat an dem nach vorn gerichteten Ende eine tiefe Bucht. Hinter dieser Bucht erscheint ein Gürtel grofser Zellen mit mächtigen elliptischen Kernen, die eine Kurve formieren, welche in der Mitte einen nach hinten konvexen Verlauf nimmt und in schönem Bogen das Abdomen umkreist. Diese in Fig. 10 a mit *KZ* bezeichnete Region ist offenbar die Knospungszone. Die Afteröffnung ist nicht mehr sichtbar. Wie sind nun diese Veränderungen auf die Verhältnisse in Stad. F zurückzuführen? Offenbar liegt die Hauptursache der stattgefundenen Veränderungen in dem Abschnüren neuer Segmente aus der Knospungszone. Wie wir im ersten Teil

zeigten, liegt dieselbe ringförmig um die Thorakoabdominalanlage; sie umfafst gleichsam die Hinterdarmanlage und hat bereits Segment V, VI und VII geliefert (vergl. Taf. IX, Fig. 68 und 69, *KZ* und die Segmente V—VII), wodurch sie selbst auch gehoben wurde. Auf den Längsschnitten durch Stadium G, Taf. X, Fig. 107, 109 und 110 sehen wir nun, wie weit das Thorakoabdomen bereits nach vorn gerückt ist; wir erkennen aber auch wieder die Knospungszone *KZ,* welche nach vorn weitere Segmente bis zum XII. geliefert hat; sie ist sofort kenntlich an den charakteristischen, grofsen, ellipsoidischen Kernen. Mit welcher Regelmäfsigkeit die Teilungsprozesse bei der Knospung stattfinden müssen, läfst sich aus der durchaus nicht schematisirten Zeichnung des X. bis XII. Segmentes in Fig. 107 entnehmen, wo die Zellen wie Mauersteine aneinander gefügt und wie mit Senkel und Richtscheit aufgesetzt erscheinen. Die Ebene der Knospungszone mufs also von ihrer horizontalen Lage im Stadium F in der Flächenzeichnung, Fig. 9, erst gehoben und dann nach vorn um mehr als 90 Grad gedreht worden sein, mit welchem Prozefs Hand in Hand die ganze Partie nach vorn geschoben worden sein mufs. Oder mit andern Worten: die dorsalen Partien der neuen Segmente haben gröfsere Wachstumsintensität als die neuralen, wofür man auch das starke Drängen nach vorn der hinter dem Thorakoabdomen in Fig. 9 und 10 liegenden Zellen geltend machen kann. So lässt sich meines Erachtens die neue Lage der Knospungszone begreiflich machen. Wo ist nun aber die Afteröffnung hingekommen?

Schon in Fig. 8 befindet sich an dem nach vorn gerichteten Hinterrand des Thorakoabdomens eine sehr leichte Einbuchtung, die in Fig. 9 etwas deutlicher ist, in Fig. 10 aber tief eingeschnitten hat, wodurch die Bifurcation des Telsons, Fig. 10 a t, deutlich ausgeprägt erscheint. Dabei ist nun die Aftergrube in diese Telsonbucht gelangt und liegt jetzt auf dem hinteren Rand der Telsonbucht; dies geht mit Bestimmtheit aus dem Medianschnitt, Taf. X, Fig. 110 (*A*), hervor. Im weiteren Verlauf wuchern die Gabelteile des Telsons über die Afteröffnung hinweg, so dafs diese nun schliefslich auf die entgegengesetzte Seite des Abdomens gelangt. Es scheint also in der That, als ob der After gewandert sei, während er nach meiner oben auseinandergesetzten Auffassung durch die Veränderungen am Telson auf die andere Seite gelangte. Aus Obigem folgt ferner noch als nicht ohne Bedeutung, dafs die Telsonanlage ein sehr früh auftretendes Gebilde ist, welches man als die vor der Aftergrube gelegene Region schon im Stadium E mit völliger Bestimmtheit erkennen kann.

Prüfen wir nun noch die Querschnitte durch das Thorakoabdomen, so zeigt der in Taf. X, Fig. 143 den an seiner Umbiegungsstelle angeschnittenen Hinterdarm und die Extremitätenausstülpungen des IX. bis XI. Segments; der etwas weiter nach vorn zu gelegene,

in Fig. 142, der also weiter hinten befindliche Teile des Thorakoabdomens trifft, da ja letzteres umgeschlagen ist, enthält das gleiche, nur ist der Hinterdarm (*HD*) quergetroffen. Der nächste Querschnitt, Fig. 141, trifft die Umbiegungsregion (*U*), die durch regelmäfsige Zellenanordnung auffällig ist. Einen Teil der Knospungszone enthält der Schnitt Fig. 138 *KZ*, während in Fig. 137 die Afterbucht *A* erscheint. Auf letzterem bemerkt man nun noch in dem Telson auf der rechten Seite (der Schnitt ist etwas schief gegangen) eine nach innen gehende Ectodermeinstülpung, welche als die Anlage der seitlichen Schwanzklappen oder die Extremitäten des letzten Segmentes zu deuten sind. Wir können sie bis zum Ausschlüpfen verfolgen. Es würde also aus der frühen Entwicklung dieser Gliedmafsen zu schliefsen sein, dafs das letzte Segment des Embryos, das ich mit XX bezeichnet habe, zwischen Telson und Knospungszone gelegen und früher vorhanden sei, als die übrigen. Bei der Wichtigkeit der Knospungsvorgänge erachtete ich es für nötig, noch eine schematisch gehaltene Abbildung des Thorakoabdomens von einem etwas weiter fortgeschrittenen Embryo zu geben in Taf. IX ^{b}, Fig. 10 ^{b}. Die Knospungszone (*KZ*) ist sofort wieder zu erkennen; sie hat noch die charakteristischen Formen wie in Fig. 10 auf Taf. III, nur sind die Krümmungsradien der einzelnen Abschnitte derselben erheblich vergröfsert. Die aus ihr hervorgegangenen Segmente zeigen die meiner Anschauung völlig entsprechenden Gröfsen- und Ausbildungsverhältnisse; das zunächst der Knospungszone gelegene ist das jüngste. Das Telson mit den von der Fläche nicht sichtbaren Anlagen des XX. Segmentes und seinen Extremitäten erscheint tief eingeschnitten. Die Afteröffnung liegt bereits auf der Unterseite. Was aber diese Figur noch bemerkenswert macht, ist die aufserordentliche Regelmäfsigkeit in der Anordnung der Zellen: In der Mitte stehen sie in längsgerichteten, geraden Linien, während an den Seiten hyperbelartige Kurvensysteme erscheinen. An den Umbiegungsstellen werden diese Systeme lebhaft alteriert, wozu auch der beginnende Einschnürungsprozefs beitragen wird. Wesentlich verschieden von diesen sind die Trajektorien in der Telsonanlage, die jedoch nicht sehr erheblich von denen in den vorhergehenden Stadien verschieden sind. Ueberall aber ist das Prinzip der Orthogonalität gewahrt und ferner hat es den Anschein, als ob die trajektorischen Kurven zunächst den Formen der ganzen Abdominalanlage sich anpafsten, allmählich aber von den sekundär erfolgenden Segmenteinschnürungen alteriert würden.

Das Thorakoabdomen des Embryos im Stadium G, Taf. III, Fig. 10 wird nun umgeben von einem Hof dicht stehender Ectodermzellen, die schon in Fig. 8 und 9 deutlicher waren, hier aber scharf und weit aus der Fläche hervortreten. Es ist dies die Falte des Thorakalschildes (*Th. S.*). Von ihr aus nach der Medianlinie zu fällt das Ectoderm steil ab. Deutlicher

erscheint diese Erhebung auf den Schnitten Taf. X, Fig. 146, 134, 136, 137 (*Th. S*). Im Flächenbild sind noch die Bogen der Trajektorien zu beachten, welche von den Mandibeln und dem zweiten Fühler her nach aufsen und hinten ziehen, sich dann nach innen wenden und in das Thorakoabdomen hineinstreben, nach innen, mehr aber nach aufsen immer mehr Ectodermzellen in ihren Verlauf ziehend. Hinter dem Thorakoabdomen ist das Ectoderm mehr oder weniger aufgewulstet, ein Verhalten, was wir auch schon früher erwähnten. Unter derselben liegt die Herzanlage.

Stadium H.

Embryo mit angelegten Gehfüfsen.

(Taf. III, Fig. 11. Taf. III a, Fig. 11 a und Taf. XI, Fig. 147—171.)

Wenn auch abgesehen von den Extremitäten und den letzten Segmenten keine von der Fläche sichtbaren Neubildungen zu konstatieren sind, so läfst sich doch ein bedeutender Schritt in der Weiterentwicklung nicht verkennen. Alle einzelnen Teile sind gewachsen und treten schärfer hervor. Die Gröfsenzunahme der ganzen Embryonalanlage ist besonders in der Breite bemerklich, während die Zunahme der Länge nicht so auffällt, weil die Augenanlagen weiter abgeschnürt, zusammengezogen und nach den Seiten umgebogen sind. Sämtliche zwanzig Segmente sind gebildet und die Knospungszone ist dementsprechend verschwunden. In den umgebenden Ectodermregionen haben nicht unbeträchtliche Zellvermehrungen stattgefunden, welche zur Anlage des Thorakalschildes, besonders des hinteren Randes desselben, führen. Die übrigen seitlichen und dorsalen Ectodermregionen haben noch die gleiche Beschaffenheit wie Stadium G. (Vergl. den schematisierten Längsschnitt Taf. XI, Fig. 171.) Aus diesem Schnitt ist auch ersichtlich, dafs die in dorsoventraler Richtung erfolgende Abplattung zugenommen hat. Der Reichtum an Serum in den ventralen Regionen steht im Zusammenhang mit der Abnahme des Dotters in dieser Gegend. Hieraus ist erklärlich, dafs in der Flächenansicht Fig. 11 in der Mitte der abgeschnittenen und bei durchfallendem Lichte dargestellten Kuppe hellere Partien erscheinen. Bemerkenswert für dies Stadium ist ferner noch die beendigte Dotteraufnahme seitens des Ectodermsäckchens. Im weiteren Verlauf der Entwicklung hat dieses nun die Aufgabe, den Dotter zu verdauen.

Betrachten wir nun kurz die Einzelheiten der stattgehabten Veränderungen (Taf. III, Fig. 11):

Die Augenanlagen haben sich aus der kugligen Fläche beträchtlich erhoben und zwar mit dem vorderen Rand stärker wie mit dem hinteren; sie haben nunmehr scharfe

Conturen und sind weit nach aufsen umgebogen. Die Krystallkegelzellen (*KK*) bilden ein aus mehreren parallel gestellten Schichten bestehendes Stratum, welches auch schon in Fig. 10 erkennbar, hier aber scharf ausgeprägt und deutlich nach aufsen und innen abgegrenzt ist. Hinter denselben nach innen zu zeigt sich eine etwas hellere Region, die der Augeneinstülpung (*AE*) entspricht, und dann folgt das konzentrische System des Sehganglions (*G. o.*), welches uns von den früheren Stadien her bekannt ist. Die genaueren Verhältnisse ergeben sich aus den Schnitten Taf. XI, Fig. 148—152. Die Ganglienanlagen im Segment des ersten Antennenpaares haben mächtige Dimensionen angenommen. Sie sind auch etwas nach vorn und nach der Mitte zu gerückt und zerfallen in zwei mehr oder weniger deutlich getrennte Ballen, die hintereinander liegen. Dicht an dieselben schliefsen sich die Ganglienanlagen des III. Segmentes und helfen mit denen des II. das Oberschlundganglion konstituieren. Die Ganglien der übrigen Segmente sind durch das Abdomen verdeckt. Ihr allgemeines Verhalten läfst sich aus Fig. 171 entnehmen.

Die flache Rinne zwischen den Ganglienwülsten der vorigen Stadien scheint nicht identisch zu sein mit der auf den Schnitten Taf. XI, Fig. 159 ff. bemerkbaren.

An den weit hervorragenden Extremitäten sind meist die Zweiteilungen entwickelt. Auffallend grofs erscheinen die Gehfufsanlagen des X.—XII. Segmentes. Von da an nimmt ihre Gröfse ab und endlich folgt das verhältnismäfsig schlanke Abdomen mit dem tief gegabelten Telson (*t*). Der After ist nach Fig. 171 (*A*) bereits auf die ventrale Seite geschoben. Die auf den Schnitten erscheinenden Extremitäten des Aftersegments (Taf. XI, Fig. 160—162 *E* XX) sind von der Fläche nicht gut erkennbar. Die übrigen die Extremitäten betreffenden Verhältnisse ergeben sich ohne weiteres aus den Fig. 153—169. In dem Basalglied des schon deutlicher gegliederten zweiten Antennenpaares bemerkt man die Anlage der grünen Drüse (*g. D*), die wir auf den betreffenden Schnitten Fig. 155—158 leichter erkennen. Das Telson ragt beinahe bis zur Lippe (*Lb*), deren Form an die des vorigen Stadiums lebhaft erinnert. Der hell durchscheinende Hof zwischen Lippe und Hirnganglion rührt von der bereits erhebliche Fortschritte zeigenden Vorderdarmeinstülpung. (Vergleiche Taf. XI, Fig. 171 *VD*).

Die Falten, welche zu dem ventralen Rand des Brustschildes werden (*Th. S*), haben sich an den Seiten weit entwickelt und beginnen nach hinten zu in einander überzugehen. Nach vorn werden mehr und mehr Bezirke mit hineinbezogen. Nach innen zu, wo das Ectoderm merkwürdig wenig Zellen enthält, wird sich nun allmählich die Kiemenhöhle entwickeln. Das Verhalten dieser Thorakalschildfalte ist aus den Fig. 160—162 und 168—171 Taf. XI (*Th. S*) zu ersehen. Durch das Abdomen schimmert der Hinterdarm leicht durch;

an seiner Umbiegungsstelle erscheint der hellere, optische Querschnitt desselben. Hinter diesem finden wir wieder die Ectodermwölbung, hier länglich geworden, unter welcher sich das Herz entwickelt. Die leichtgezeichneten, dicken Punkte in Fig. 11 sind die durchschimmernden Kerne des Entoderms.

Hinsichtlich der Trajektorien erkennt man in den einzelnen Organen, zumal in den Extremitäten, an den Kernen, dafs überall eigene und neue Systeme zum Vorschein kommen, die aber weit schwieriger zu erkennen und zu beschreiben sind, wie die in den vorhergehenden Stadien.

Stadium J.

Embryo mit angelegten Abdominalfüfsen.

(Taf. IV, Fig. 12. Taf. IV[a], Fig. 12[a]. Taf. XII, Fig. 172—193.)

Da es hier nicht mehr auf genauere Verfolgung der Kerne ankommt, so ist die Darstellung von dem vorliegenden Stadium J einfacher gehalten. Das umgeschlagene Abdomen ist lospräpariert und so gelegt, dafs nun die ganze Neuralseite sichtbar ist. Aufserdem ist die ganze Embryonalanlage vom Nährdotter und den Rückenteilen des Thorakalschildes losgetrennt und bei durchfallendem Lichte gezeichnet. Da dieselbe Vergröfserung hier noch beibehalten ist, so erkennt man ohne weiteres eine beträchtliche Gröfsenzunahme aller einzelnen Teile. Erhebliche Fortschritte in der Entwicklung hat die Thorakalschildanlage gemacht. Die Seitenteile, welche die Kiemenhöhle bilden, stehen am weitesten vor. Am hinteren Rand beginnen die Verwachsungsprozesse. Augen und Ganglienkette sind ohne weiteres kenntlich. Das Lumen am hinteren Ende des Thoraxes ist der durchschnittene Hinterdarm, das zugehörige Stück ist in dem lospräparierten Abdomen zu erkennen. Der lichte, mit Serum gefüllte Raum ist das Herzlumen. An dem schlanken Abdomen sieht man die Anlagen der Abdominalfüfse und am hinteren Ende das tief gespaltene Telson mit der Aftergrube.

Die beigegebene Skizze in Taf. IV[a], Fig. 12[a], zeigt das Abdomen und die Extremitäten in natürlicher Lage. Die Spaltung an den drei ersten Gehfufspaaren, die zur Scheerenbildung führt, beweist das etwas höhere Alter dieses Embryos.

Im allgemeinen ist noch zu erwähnen, dafs die Abnahme des Dotters vorgeschritten ist (Taf. XII, Fig. 192 u. a.), dafs die vorderen Embryonalregionen von den Seiten her etwas zusammen gedrückt sind und dafs allmählich in den Seiten und auf dem Rücken des Thorakalschildes histologische Differenzierungen auftreten.

Hinsichtlich der Veränderungen im einzelnen sei folgendes hervorgehoben:

Die Augen, welche anfangs so langsam sich weiter entwickelten, haben sich nicht nur ganz erheblich vergröfsert, sondern haben auch im Innern weitgehende Differenzierungen aufzuweisen. Sie ragen weit hervor und haben sich schon vorn und seitlich von ihrer Umgebung losgelöst (Taf. XII, Fig. 173—175). Die Krystallkegel (*KK*) sind in der Bildung begriffen; zwischen ihnen treten die ersten Spuren von Pigmentkörnchen auf. Da, wo in früheren Stadien hinter der Krystallkegelzone eine hellere Region, die Augeneinstülpung (*AE*), war, sind jetzt in der Flächenansicht langgestreckte Gebilde zu erkennen. Das Ganglion opticum (*G. o.*) füllt den noch übrigen Raum der Augenanlage aus. Zwischen den beiden Augen hat sich eine Falte, welche allmählich zur Bildung des Stirnstachels führt, angelegt und in den noch weiter nach vorn gelegenen Medianpartien schimmern Blutgefäfsanlagen hindurch (Fig. 12 a, *aa ao*).

Dicht an die Augen schliefst sich nach hinten das Oberschlundganglion (*OSG*), in welchem man noch rechts und links die drei zu den Fühlersegmenten gehörigen Ballen erblickt. Von dem vordersten derselben haben sich die Augen scharf gesondert. Es folgen nun die übrigen Kopf- und Brustganglien dicht an einander gelagert, in identischer Weise, und zwar von vorn nach hinten fortschreitend, im Innern differenziert. Von den Hirnganglien, sowie von den vorderen Ganglien der Bauchkette ziehen ganze Zellenreihen nach den Extremitäten hin, die wir als abgehende Nerven in Anspruch nehmen dürfen. Weniger deutlich erscheinen die Bauchganglien der Abdominalregion. Dafs die Bauchkette im Begriffe steht, sich von der äufseren Haut zu trennen und in die Tiefe zu dringen, folgt aus den Schnitten Taf. XII, Fig. 176—189 und 192.

Von den Veränderungen hinsichtlich der Extremitäten sei folgendes erwähnt:

An den vorderen Fühlern bemerkt man beginnende Gabelung; in ihrem Basalglied sind Ectodermwucherungen kenntlich, welche zur Bildung des Gehörorgans führen. Das zweite Antennenpaar ist sehr lang geworden, zeigt die beginnende Gliederung und Bifurcation, die Anlage des Exopodits. In den Basalgliedern ist die grüne Drüse sichtbar. Die durchschimmernden, in der Tiefe liegenden Platten an den Anlagen der Kaufüfse sind beziehungsweise als Epipodit und Podobranchie zu deuten. Bemerkenswert sind die Veränderungen in der Stellung der Gehfüfse, die hier schon anfangen nach den Seiten zu dringen, allmählich aber auch über das Abdomen rücken, um dieses in der Folge gröfstenteils zu bedecken.

Die Lippe (*Lb*) steht sehr weit hervor. (Vergl. auch Fig. 192 und Fig. 177—179). Unter ihr schimmert die Vorderdarmanlage durch. Hinsichtlich des Thorakalschildes ist auf die Fig. 177—193 *Th. S* hinzuweisen. Am bedeutendsten ist die Erhebung in den hinteren Regionen in Fig. 180, 190 und 191; in letzterer ist das Zusammentreffen der hinteren Faltenränder dargestellt. Die ungemein grofsen Hohlräume sind mit Serum erfüllt, in welchem Blutkörperchen, Bindegewebselemente etc. sichtbar sind.

Stadium K.

Embryo mit stark entwickeltem Augenpigment.

(Taf. IV b, Fig. 13. Taf. XIII, Fig. 194—216. Taf. XIV, Fig. 220 und 223.).

Der dem Ausschlüpfen nahe Embryo, Taf. IV b, Fig. 13, ist vor allem durch die starke Entwicklung der Augen[1]), welche schon von aufsen das Pigment erkennen lassen, und das bedeutende Wachstum der Gehfüfse charakterisiert. Die letzteren bedecken ihn fast ganz von der Bauchseite her, sind sämtlich deutlich gegliedert und die Scheren (X) fallen durch ihre aufserordentliche Gröfse auf. Wie die Schnitte auf Taf. XIII zeigen, hat sich der Nährdotter bedeutend verringert und die Embryonalanlage, wenn der Ausdruck noch hier gestattet ist, hat nach vorn, nach hinten und nach den Seiten zu sehr grofse Fortschritte im Wachstum gemacht. Der Brustpanzer (*Th. S*) bedeckt einen erheblichen Teil von den seitlichen Partien. Die Geiseln der Antennen erstrecken sich weit nach hinten und legen sich unter das Thorakalschild. Die kleinen Fühler lassen die zwei Geiseln und die drei Basalglieder erkennen. Die Gehfüfse bedecken das Abdomen fast vollständig und auch Embryonen, bei denen die die Bauchfläche bedeckenden Organe weggenommen sind, geben keine lohnenden Flächenbilder mehr nach der bei den früheren Stadien angewandten Methode. Es ist alles zu dick geworden. Dies ist auch der Grund, weshalb die frühere Art der Abbildung hier verlassen und nur eine skizzenartige Darstellung in schwächerer Vergröfserung gegeben wurde. Aufserdem wurde ich aber zu diesem Vorgehen dadurch bestimmt, dafs wir ja von Rathke die meisterhaften Abbildungen der letzten Stadien besitzen, welche unsern Zwecken genügen. Auch die durch das vorliegende Stadium gegebenen Schnitte sind nicht

---

[1]) Bei dem Hummer eilt die Entwicklung der Augen noch mehr voraus, wie ich mich an einigen Stadien überzeugen konnte. Bei ihm liegen die Verhältnisse indessen noch schwieriger, weil der Dotter relativ grofs, die Embryonalanlage aber ganz beträchtlich kleiner ist.

mehr durch Linien angegeben, denn einesteils hätten sie bei der Verdeckung der Segmente und der gekrümmten Lage nicht mehr genützt, andernteils aber sind die in Taf. XIII und XIV enthaltenen Schnittzeichnungen durch die betreffenden Extremitäten, sowie durch die Lage der inneren Organe und die Figurenbezeichnung zur Genüge verständlich gemacht. Ich wende mich daher gleich zu einer kurzen Erörterung der aus den Schnitten sich ergebenden Verhältnisse, soweit sie auf die Entwicklung der äufseren Leibesformen Bezug haben. Was zunächst die Form des Embryo im ganzen anbelangt, so ergibt sich, dafs sowohl von der Neuralfläche, wie auch von den Seiten her die Abplattung zugenommen hat. Die Veränderungen der früher mehr kreisförmigen Umrisse scheinen einesteils von der Ausbildung innerer Organe, andernteils aber auch von dem bereits in früheren Stadien stattfindenden Muskelzug herzurühren. So in Taf. XIII, Fig. 205, 212 u. a.

Einen Haupteinflufs in der fraglichen Richtung übt jedenfalls das besonders in den hinteren Regionen weit vorgeschrittene Verschwinden des Dotters aus. Von Fig. 214 an, wo nur noch einzelne Brocken von Dotter in den Leberanlagen liegen, verschwindet er vollständig von den Querschnitten.

Die Augen, Taf. XIII, Fig. 202 und Taf. XIV, Fig. 223, sind, wie bereits erwähnt, sehr weit differenziert. Das Pigment ist in der Zeichnung weggelassen, um nicht Undeutlichkeiten zu verursachen. In dem Basalglied der Antennula, Fig. 203 und 204, *E* II, bemerkt man das Gehörorgan (*HS*), während in den Basalgliedern der grofsen Antennen, Fig. 205, *E* III, die grüne Drüse (*g. D*) getroffen ist. Das auf den Schnitten entstehende Gewirr von Extremitätendurchschnitten ist oft schwer zu enträtseln und in den Figuren sind letztere entweder ganz weggelassen oder nur angedeutet. Von besonderem Interesse sind die Abdominalfüfse des Aftersegmentes. In dem Querschnitt des Abdomens, Fig. 208, bemerkt man den hinteren Anschnitt (*E* XX) derselben, in Fig. 209 (*E* XX) sind Exopodit und Endopodit getroffen und in Fig. 210 (*E* XX) erscheint die Stelle, wo sie von aufsen her nach innen eingestülpt sind. Im Innern des Abdomens sind dieselben von einer Lage dünner Zellen bedeckt, so dafs man in der That geneigt ist, hier eher an eine Drüse als an eine Extremität zu denken. Man vergleiche hierzu auch Taf. XI, Fig. 160—162 *E* XX und Taf. X, Fig. 137 *E* XX. Die Abbildung des Abdomens von der Bauchseite auf Taf. IV b, Fig. 15, einem ausgeschlüpften Tier entnommen, läfst die Schwanzklappenanlage (*E* XX) erkennen. Sie liegt in der Tiefe. Die äufsere Haut bedeckt sie, und erst nach dem Ausschlüpfen erfolgt ihr Durchbruch, den ich aber nicht beobachtet habe. Exopodit und Endopodit sind zu unterscheiden und das Exopodit zeigt bereits die für dasselbe charakteristische

Gliederung. Es läfst sich nicht verkennen, dafs in der Bildung dieser Schwanzklappen im Vergleich mit der sämtlicher übrigen Extremitäten, die augenscheinlich identische Entwicklungsprozesse zeigen, sehr erhebliche Unterschiede obwalten. Sollte durch vergleichende Untersuchungen die herrschende Ansicht bezüglich der Homologie der fraglichen Gebilde erschüttert werden? Ich möchte aus dem beim Flufskrebs stattfindenden abweichenden Verhalten bezüglich der Entwicklung der Schwanzklappen noch nicht die Berechtigung ableiten, denselben den Charakter der Extremitäten des zwanzigsten Segmentes abzusprechen.

Im innigen Zusammenhang mit der Entwicklung der Extremitäten steht die der Kiemen. Durch die nunmehr weit vorgeschrittene Thorakalschildfalte ist die Kiemenhöhle entstanden (Taf. XIII, Fig. 211, 212, 214—216 *Ki H*), in welche nun Kiemen (*Ki*) als Anhänge an den Extremitäten hineinwachsen und bereits die Kiemenfäden hervorsprossen lassen. Wo die Brustschildfalte am Rücken in der Gegend des Herzens sich ansetzt, bemerkt man bereits die Branchiopericardialfurche (Fig. 216, *bc*).

Vor den Augen beginnt nun auch der vordere Rand des Brustschildes mit dem Stirnstachel (*St*) sich zu differenzieren.

Von dem Nervensystem ist in der Flächenansicht wenig mehr zu sehen. Es ist in die Tiefe gewachsen. (Vergl. Taf. XIII, Fig. 203 ff.) Dagegen beobachtet man, wenn man die Extremitäten und das Abdomen wegnimmt, die Endoskelettfalten, die schwer zu entwirrende Bilder geben.

Stadium L.

Der ausgeschlüpfte Embryo.

(Taf. IV b, Fig. 14. Taf. XIV, Fig. 217—230.)

Um den allmählichen Uebergang des Embryo aus der Kugelform in die definitive zu veranschaulichen, habe ich auf Taf. IV b, Fig. 14 eine Kopie der Seitenansicht desselben nach Rathke, Nr. 1, Taf. I, Fig. 14, anfertigen lassen. Die letzten Abdominalsegmente sind in Fig. 15 von der Bauchseite nach meinen Präparaten dargestellt. Mit der allmählichen Streckung des Abdomens sind natürlich Verschiebungen der Organe im Innern, veränderte Wirkung der Muskeln etc. verbunden. Dies und andere Momente (Faltungen der weichen Körperwände, loser Zusammenhang durch Schwinden des Dotters, Vermehrung des Serums) wirken zusammen, so dafs man bei der Herstellung der Schnittserien auf sehr erhebliche Schwierigkeiten stöfst. Ueber die tiefgreifenden Veränderungen giebt der Längsschnitt, Fig. 217, der einem zum Ausschlüpfen reifen Embryo entnommen ist, ebenso der Querschnitt,

Fig. 218, welcher der vorderen Region entstammt, genügenden Aufschlufs. Bemerkenswert ist, dafs der Nährdotter noch in nicht unerheblicher Menge vorhanden ist, und dafs während der Entwicklung zwei ganz ansehnliche Magensteine (Gastrolithen *Gl* Fig. 218) sich angelegt haben.

Die definitive Form der Segmentringe im Abdomen, sowie der Extremitäten hat sich mehr und mehr ausgebildet. Der Stirnstachel (*St*), Fig. 217, ragt weit vor.

Die Verschmelzung der Thorakalganglien zum Unterschlundganglion hat begonnen. Die histologische Differenzierung hat eine hohe Stufe erreicht, obwohl die Elemente ihren embryonalen Charakter noch keineswegs vollkommen eingebüfst haben; in histogenetischer Beziehung müssen entschieden die postembryonalen Entwicklungsstadien in Betracht gezogen werden und würden interessante Resultate ergeben.

Die gleichartige Form der Abdominalfüfse auf Taf. IV b, Fig. 15 weist darauf hin, dafs wir es hier mit einem weiblichen Tier zu thun haben.

Die Verhältnisse des zwanzigsten Segmentes (*E* XX) wurden beim vorigen Stadium beschrieben. Einen in der That überraschend schönen Anblick gewährt das Telson (*t*) bei mikroskopischer Betrachtung. (Fig. 15.) Aus den beiden gablig gestellten Lappen der vorhergehenden Stadien ist jetzt eine kreisrunde Platte entstanden, die in der Mitte eine feine Spalte zeigt. In dieser liegt die charakteristisch geformte Afteröffnung. Die beim reifen Tier bekannte Gliederung des Telsons in zwei Teile ist hier noch nicht zu entdecken. Die Chitinbekleidung, welche in dem ausgeschlüpften Embryo schon bedeutende Fortschritte gemacht hat, ragt an der Peripherie weit vor als glashelle Masse; an dem Rand derselben sind sehr zierliche, radiär gestellte Stacheln sichtbar. Von diesen Stacheln aus ziehen ebenfalls in radiärer Richtung feine Fasern oder Kanälchen, auch vollkommen glashell, durch die Telsonplatte. Die schon im Telson der Fig. 10 b, Taf. IV b kenntlichen, nach der Peripherie senkrecht gerichteten Zellen haben sich hier beträchtlich vermehrt und dürften in Beziehung zu den genannten Chitinfädchen stehen. Von den hinteren Winkelpunkten der medianen Telsonspalte ziehen zwei Chitinspangen nach der Bucht der Schwanzklappenanlagen. An das Telson setzen sich kräftige Muskeln, die zu den Flexoren des Abdomens gehören.

Litteraturangaben und Vergleiche.

Die in diesem Abschnitt behandelte Entwicklung der äufseren Leibesformen ist in den Grundzügen von Rathke in seiner klassischen Arbeit (Nr. 1) festgestellt. In einigen Punkten ergaben meine Untersuchungen tiefere Einblicke. Rathke läfst aus dem von mir

als Thorakoabdomen bezeichneten Abschnitt („schwanzartiger Anhang“) nur die letzten Abdominalsegmente hervorgehen, während sogar noch Kopfsegmente daraus entspringen. Die neuere Ansicht, der auch ich in meiner ersten Arbeit (Nr. 4) beigetreten war, wonach aus dem hinteren Teil der Bauchplatte das Abdomen entstehe (vergl. Balfour Nr. 12, Bd. I, pag. 486 ff.), trifft also nach den vorliegenden Untersuchungen bei *Astacus* nicht zu. Vielmehr geht die Knospung der neuen Segmente nach dem Gesetz von Milne-Edwards vor sich. „Die Segmente treten zeitlich hinter einander auf, das jüngste entsteht durch Abtrennung aus dem ungegliedert bleibenden Analsegment.“ Dieses Analsegment mit dem Telson und den seitlichen Schwanzklappen spielt, wie es scheint, eine ziemlich selbständige Rolle. Das frühe Auftreten, die Gabelung der Telsonanlage, die später eintretende Verschmelzung der beiden Teile in der Mitte, die noch später erfolgende Gliederung des Telsons und die höchst eigentümliche, durch eine Wucherung nach innen ausgezeichnete Entwicklung der Schwanzklappen beweisen diese bemerkenswerte Sonderstellung des Analsegmentes, in welchem noch sehr spät (Fig. 15) in seinen vorderen Regionen die Zellen in regelmäfsigen, dichtstehenden Reihen angeordnet sind. (Vergleiche auch Mayer Nr. 33, pag. 260 u. a.)

Die in Nr. 41, Taf. II, Fig. 2 von Claus gegebene Abbildung der Zoëa eines Peneus ist hinsichtlich der Übereinstimmung des Analsegmentes mit dem von *Astacus* höchst bemerkenswert. Aber auch in den übrigen Verhältnissen hinsichtlich der Entstehung der Segmente, der Gliedmafsen etc. herrscht in der Embryonalentwicklung von *Astacus,* wie es mir scheint, vollständige Uebereinstimmung mit dem von Claus (Nr. 41, pag. 6) formulierten Entwicklungsgesetz; es stimmt also auch die Reihenfolge in der Entwicklung der Körpersegmente im Ganzen mit der bei *Copepoden, Branchipus* und *Apus.* Auch der Satz von Claus, nach dem sich die zehn Segmente des Mittelleibs und die sechs des Hinterleibs aus dem Endteil des Naupliusleibs entwickeln, hat sich bestätigt; desgl. das Vorauseilen der Gliedmafsen des sechsten Abdominalsegmentes (*E* XX).

Ebenso herrscht Uebereinstimmung mit der Entwicklung der Protozoëa bei *Schizopoden* und *Penaeiden,* wo zuerst die Gliedmafsen des Mittelleibs, nach diesen die des Abdomens angelegt werden, von welchen die des sechsten Paares (*E* XX) sich auffallend rasch und den früheren vorauseilend weiter bilden.

Nach Claus, l. c., pag. 18, und Fritz Müller (für Darwin, pag. 9) sind die Augen abgeschnürte Seitenteile des Kopfes, die zu selbständiger Bewegung gelangt sind. Ich stehe dieser Ansicht keineswegs entgegen. Ich glaube sogar, dafs man meine Befunde hinsichtlich der frühen Entstehung der Kopflappen mit den Krystallkegelzellen und der Augeneinstülpung,

ferner das späte Abheben der Augenstiele für diese Ansicht geltend machen kann. Was mich bestimmte, der Milne-Edwards'schen Bezeichnung mich zu bedienen und die Augen als Anhänge des I. Segmentes zu zählen, ist vor allem das selbständige Auftreten der Sehganglien.

Schliefslich sei nochmals auf die Furcalstummel am Aftersegment von *Astacus* aufmerksam gemacht, welche die Längsspalte der Afteröffnung zwischen sich nehmen, hinsichtlich der Übereinstimmung mit *Peneus* und den jungen *Scyllarus-Phylosomen* (Claus l. c., pag. 71).

Dafs die Entstehung der Thorakalschildfalte in den früheren Embryonalstadien von *Astacus* in der Gegend der Maxillarregion auch auf die Entwicklungsgeschichte der Zoëa (Claus l. c., pag. 52) hinweist, ist mehr als wahrscheinlich.

Es scheinen hinsichtlich der Entwicklung der Segmente des Flufskrebses auch ähnliche Gesetze zu herrschen, wie bei den Knospungsvorgängen der Anneliden, die Semper genauer untersucht hat (Nr. 34). Wäre nicht der Umstand in Betracht zu ziehen, dafs die gesamte Blastosphäre mit Ausnahme der Entodermscheibe und der Mesodermkeime, die im hintern Teil der Bauchplatte ihren Ursprung nehmen, zum Ectoderm werde, so könnte man sagen: auch hier bei *Astacus* entstehen Kopf und Rumpfteil gesondert an der Keimblase, und zwar in symmetrischer Anordnung; aber, worauf schon Mayer aufmerksam gemacht, die dazwischen liegenden Blastodermregionen gehen eben auch in den Embryo über, sie liefern Hautpartien. Die Knospungsprozesse jedoch haben mancherlei Analogien mit denen von Semper (Nr. 34) bei Anneliden geschilderten, dafs aber die Kopfsegmente von hinten nach vorn fortschreitend sich entwickeln, trifft sicher nicht zu. (Vergl. auch den I. Teil der vorliegenden Abhandlung.)

Nach Rathke entsteht der Mund erst, nachdem Speiseröhre und Magen entwickelt sind. (Nr. 1, pag. 38.) Dies wurde schon von Bobretzky berichtigt.

Nach einer Angabe Young's (Nr. 40) sollen die Mandibeln keine echten Gliedmafsen sein, sondern, gleich der Oberlippe, verkalkte Teile der Mundwandung; dem können wir nicht beistimmen. Dafs sie dagegen vom ersten Thorakalganglion, d. h. vom Unterschlundganglion innerviert werden, ist richtig.

Zweiter Abschnitt.

Über die Derivate des Ectoderms.

In diesem Abschnitt kommen der Reihe nach zunächst die äufsere Haut, das Nervensystem nebst Auge und Ohr, die Kiemen und die grüne Drüse zur Besprechung. Die Entwicklung des Vorder- und Hinterdarms folgt am Schlufs dieses Abschnitts und wird zur Beschreibung der entodermalen Gebilde überleiten.

Eine scharfe Trennung nach den Keimblättern bei der Erörterung der Organentwicklung ist selbstverständlich nicht möglich.

1. Die äufsere Haut.

In den ersten Stadien (A, B) bildet das Ectoderm mit Ausschlufs der Entodermscheibe und des Mesodermkeims den ganzen kugligen, einschichtigen Embryo. Aus dem Ectoderm entspringen an einer verhältnismäfsig kleinen Partie Segmente, Extremitäten, Nervensystem, Sinneswerkzeuge, Vorder- und Hinterdarm; alles übrige, nebst einem Teil der äufseren Bekleidung dieser Gebilde wird zur Haut und behält lange Zeit den embryonalen Charakter seiner Zellen. Doch scheinen letztere sehr frühzeitig das Vermögen zu haben, Cuticularsubstanz zu erzeugen, wie das im ersten Teil erwähnte Verhalten hinsichtlich der Blastodermhaut und der in den späteren Stadien vorhandenen Haut beweist. In den späteren Stadien wird die Cuticula ziemlich kräftig (vergl. Taf. IV b, Fig. 15).

Die ersten Veränderungen der Haut in histogenetischer Hinsicht beginnen im Stadium H (Taf. XI, Fig. 147, 168, 169 und 170). Hier dringen vom Ectoderm her überall zapfenartige Wucherungen nach innen vor, vereinigen sich sowohl untereinander, als auch mit Elementen des Mesoderms und geben so Insertionsstellen für Muskeln, Bindegewebsbalken etc., wobei die eingedrungenen Ectodermelemente Chitin liefern. (Vergl. Taf. XII, Fig. 172 *Bi* und die nach innen an mehreren Stellen sichtbaren Ectodermwucherungen.) Diese Ectodermzapfen spielen eine wichtige Rolle bei dem Zustandekommen des festen Hauptpanzers. In der mächtigen Hautduplikatur des Thorakalschildes (Taf. XII, Fig. 191 bis 193) wachsen dieselben von beiden Seiten nach innen einander entgegen, verschmelzen mit Bindegewebselementen und liefern die als Bindegewebsbalken (*Bi. B*) bezeichneten Gebilde, bei denen jedoch auch Ectodermzellen beteiligt sind (Ectodermpfeiler *Ect. P*). Es

entstehen so die bekannten Strebepfeiler, die dem Panzer ohne sein Gewicht erheblich zu vermehren, eine grofse Festigkeit geben. Zahlreiche Blut- und Wanderzellen treiben sich zwischen ihnen umher oder schwimmen in dem alle Hohlräume erfüllenden Serum.

Im folgenden Stadium K, Taf. XIII sehen wir die fraglichen Stützpfeiler in ganz ungeheurer Menge entwickelt. Besonders in den Schnitten, Taf. XIII, Fig. 204—208, 211—214, sind sie ausführlich dargestellt und mit *Bi B* bezeichnet. Es scheint, als ob durch sie ein Zug auf die äufseren Wände ausgeübt würde, wenigstens sind dieselben entsprechend der Verteilung jener Chitinbälkchen eingezogen. Jedes dieser Bälkchen beginnt mit 4 bis 6 dicht zusammenstehenden, von der Oberfläche nach innen gerückten Ectodermzellen mit länglichen Kernen; die Fortsetzung nach dem Innern zu erscheint schmäler. Die Kerne selbst haben nicht mehr die frühere hyaline Beschaffenheit und zeigen auch nicht mehr glattgerundete Oberfläche, sondern sind zackig, manche mit stachelartigen Vorsprüngen und Fortsätzen versehen. Es macht den Eindruck, als ob hier bereits Chitinmassen und Kalksalze abgelagert würden. Alle Zwischenräume sind noch mit jener serumartigen Substanz erfüllt, in der eine grofse Zahl Blut- und Wanderzellen sich befinden; viele derselben haben kuglige, glasartig durchscheinende Kerne, um welche das gleichfalls hyaline Protoplasma einen im optischen Schnitt hell aussehenden Hof bildet; in andern dagegen bemerkt man die Flemming'schen Kernknäuel. Wo Muskeln sich ansetzen, ist die äufsere Haut stark nach innen gezogen. Der Panzer ist noch weich und durch die Thätigkeit der Muskeln werden jene Einbuchtungen veranlafst. Am bemerklichsten macht sich dies bei den grofsen Adductoren der Mandibeln (Taf. XIII, Fig. 205, 206, 207, *Addr.* IV), welche tiefe Buchten erzeugen. Ebenso veranlafst der eine Magenmuskel eine Vertiefung auf dem Rücken (Fig. 203, 204, *Mu* M_2).

Beim ausgeschlüpften Embryo zeigt sich die relativ dicke Cuticula reif zum Ablösen (Taf. XIV, Fig. 218 und 229 *Cu*); sie steht weit von der äufseren Haut ab; wo Borsten und Stacheln sind, erkennt man ähnliche Verhältnisse, wie sie Braun bei den Häutungsvorgängen geschildert. Ganz erhebliche Veränderungen sind aber im Rückenpanzer vorgegangen; während im vorigen Stadium die Mächtigkeit des Faltenlumens im Verhältnis zu dem ganzen Tier auffallen mufste (vergl. z. B. Taf. XIII, Fig. 214 *Th. S*), sind jetzt die Wände der Falten einander nahe gerückt, die serumartige Masse ist daraus verschwunden.

Ein Stück der Panzerwand ist Taf. XIV, Fig. 229 bei starker Vergröfserung abgebildet. *Cu* ist die verhältnismäfsig kräftige Cuticula; die beiden Faltenwände sind dicht aneinandergerückt; die Chitinstäbe, Bindegewebsbalken (*Bi B*) oder Ectodermpfeiler — denn beiderlei Elemente sind nicht zu trennen — sind beträchtlich verkürzt, dafür aber sehr

mächtig geworden. Nur noch wenige von den zahllosen Blutzellen sind zu finden; sie sind mit *B* bezeichnet und an ihrem hellen, rundlichen Kern mit dem hyalinen Protoplasma kenntlich. In den Zwischenräumen bemerkt man nun noch auffallend grofse, kugelförmige Zellen (*WZ*) mit feinkörnigem Protoplasma, in welchem aufser mehreren Vakuolen ein grofser Zellern von sehr verschiedener Gestalt sich findet. Von besonderem Interesse ist aber, dafs diese grofsen Zellen einen oder mehrere Ballen von beträchtlichem Umfang mit sich führen. Diese Ballen sind von rundlicher Gestalt und haben hinsichtlich der Farbe und dem sonstigen optischen Verhalten grofse Ähnlichkeit mit dem Dotter. Da nun in diesen Stadien der Nährdotter in starker Auflösung begriffen ist, da wir ferner bei der Schilderung der Entwicklung des Darmkanals ähnliche Elemente, wie die in Rede stehenden, damit beschäftigt sehen werden, in der That den Nährdotter anzunagen und seine Ballen aufzunehmen (Taf. XIV, Fig. 231), so erscheint wohl die Annahme nicht ungerechtfertigt, es seien diese Elemente Wanderzellen, die die Aufgabe haben, den noch vorhandenen Dotter aufzunehmen, vielleicht zu verdauen, und ihn im Körper zu verbreiten. Es scheint in der That hier ein ähnliches Verhältnis vorzuliegen, wie bei den von Metschnikoff geschilderten Phagocyten (Nr. 35); diese gehören ja ebenfalls dem Mesoderm an und haben die Fähigkeit, feste Nährstoffe aufzunehmen und zu verdauen. Wir finden die Wanderzellen auch in den Kiemen (Taf. XIV, Fig. 230); ob wir sie zu den Blutzellen rechnen dürfen, scheint zweifelhaft, da ich sie nicht im Herzen antreffen konnte.

Schliefslich müssen wir noch die Ectodermeinstülpungen erwähnen, die zur Bildung der Muskelsehnen führen und von denen die mächtigste bekanntlich in dem vorletzten Glied der grofsen Schere sich befindet. Im Grunde genommen ist ja eine solche Bildung nichts anderes als eine stärker entwickelte Ectodermsehne, wie wir sie soeben bei der Besprechung der Muskelinsertionen erwähnten. In Taf. XIII, Fig. 204 *E* X, *Se* ist die Einstülpungsöffnung an der grofsen Schere getroffen. Fig. 205 *Se* zeigt die Sehne geschnitten. Das hier noch vorhandene Lumen wird durch Chitinmasse ausgefüllt, während die Muskeln im Innern der Extremität sich in gleicher Weise mit den eingestülpten Ectodermzellen verbinden, wie die Muskeln, die am äufseren Panzer sich anheften.

Hinsichtlich der übrigen Regionen der äufseren Haut könnte ich nur Bekanntes wiederholen. Auffallende histogenetische Verhältnisse habe ich nicht gefunden. Die Teile des Endoskelettes, insbesondere das Sternalskelett, , sind beim ausgeschlüpften Embryo nur andeutungsweise vorhanden. Die postembryonale Entwicklung mufs also noch einen erheblichen Anteil Neubildungen erzeugen, und kann weiteren Studien nicht genug empfohlen werden.

2. Die Entwicklung des Nervensystems.

Schon im ersten Teil mufsten wir auf die ersten Stadien dieses wichtigen Organsystems eingehen. Um den Zusammenhang zu bekommen, wollen wir die dort ermittelten Thatsachen hier kurz zusammenfassen.

In den vier Kopfsegmenten des Naupliusstadiums und auch schon früher haben sich vier Paar Ganglienwülste als Ectodermverdickungen entwickelt (Taf. III, Fig. 8 und 9; Taf. III a, Fig. 8 a und 9 a — *Go, OSG, G* III und *G* IV), von denen die beiden letzteren durch eine seichte Medianfurche getrennt sind. Diese zieht bis zur Knospungszone der Thorakoabdominalanlage.

Das erste Paar der Ganglienanlagen gehört den Augen, das zweite und dritte Paar liefern das Gehirn oder das Oberschlundganglion, das vierte gehört zur Bauchkette.

Auf Querschnitten erscheinen die fraglichen Gebilde in Taf. IX, Fig. 69—71, 78—93 beziehungsweise mit *Go, OSG, G* III und *G* IV bezeichnet und sind im I. Teil eingehend beschrieben.

Unmittelbar vor dem Augenganglion liegt die Augeneinstülpung. Zwischen den Ganglienwülsten zweier aufeinanderliegenden Segmente lassen sich bald auch Ectodermverdickungen konstatieren, selbst die Ganglien der ersten Antenne (*OSG*) und die der zweiten sind durch solche Ectodermstränge verbunden, so dafs wir wohl auch die Anlage des Nervensystems als Ectodermstränge, die in jedem Segment leicht aufgewulstet sind, bezeichnen können. Demnach ist die Anlage des Centralnervensystems zwar eine einheitliche, aber sie ist den Segmenten entsprechend gegliedert. Schon im ersten Abschnitt mufsten wir einer tief eingestülpten Mittelrinne im Mandibelsegment Erwähnung thun, durch welche fünf Schnitte durchgelegt werden konnten, die Zelle für Zelle in Taf. IX, Fig. 89—93, soweit sie hier wichtig sind, gezeichnet wurden. Bis zu dieser Stufe mufsten wir schon im I. Teil die fraglichen Verhältnisse besprechen. Was für Veränderungen hat nun das Stadium G (Taf. III, Fig. 10; Taf. III a, Fig. 10 a und Taf. X) hinsichtlich des Centralnervensystems aufzuweisen?

Betrachten wir erst das Flächenbild: Die deutlich nach hinten abgegrenzte, birnförmige Augenanlage zeigt das zugehörige Ganglion (*Go*) als rundliche, grofse Anhäufung von Zellen; im Segment der ersten Antennen ist die Ganglienanlage (*OSG*) mächtig gewachsen, hoch aufgewulstet und von kreisförmigen Umrissen; sie ist der Medianebene näher gerückt; zwischen den beiden Hälften schiebt sich die Oberlippe, nach hinten gerichtet, hervor; dabei

drückt dieselbe die Ganglien des dritten Segmentes nach den Seiten, so dafs sie weiter von einander getrennt sind, als im vorigen Stadium. Auch die Ganglien des Mandibelsegmentes (*G* IV) erscheinen weiter von einander getrennt zu sein. Die der zwei folgenden Segmente sind ebenfalls noch von der Fläche sichtbar, besonders, wenn das Abdomen etwas zurückgeschlagen wird.

Untersuchen wir nun die Schnitte auf Tafel X. Die Längsschnitte, Fig. 105—110, zeigen die Ganglien als Ectodermverdickungen (besonders Fig. 107 und 109); in Fig. 107 sind auch in einer Zelle des Oberschlundganglions karyokinetische Figuren zu erkennen. An dem Grad der Aufwölbung kann man in Fig. 110 das Alter der Ganglien erkennen. Augenganglion und Gehirnanlage sind in Fig. 107 deutlich zu erkennen; sie sind durch Ectodermstränge verbunden.

Auf dem Querschnitt (Fig. 113) erscheint das Ganglion opticum (*Go*) dicht hinter der Augeneinstülpung (*AE*); das Oberschlundganglion (*OSG*), Fig. 114—122, bildet rundliche Ectodermverdickungen. Fig. 114 enthält auch noch das Ganglion opticum und trifft vom Gehirnganglion nur ein kleines medianes Stückchen. Die aufeinanderfolgenden nächsten Schnitte, die einer Serie entnommen sind, geben auch ohne genauere Detailbeschreibung eine klare Vorstellung von den Verhältnissen. Die beiden Hälften sind in Fig. 114—119 durch einschichtig gebliebenes Ectoderm getrennt; in Fig. 120—122 aber ist letzteres dicker und mehrschichtig. Auf einen Punkt mufs aber ausdrücklich aufmerksam gemacht werden. Die aufsen gelegenen Zellen der Ganglienanlagen sind weit hervorgewölbt, haben bedeutende Gröfse und sind besonders kenntlich an den kugligen, aufserordentlich grofsen Kernen, die sich mit den angewandten Tinktionsmitteln viel schwächer färben, und sogleich dem Beschauer auffallen. Die Kerne sind ferner ausgezeichnet durch den Besitz von mehreren (3—4) sehr stark glänzenden Kernkörperchen, die eine grofse Anziehungskraft für den Farbstoff haben müssen, da sie sich lebhaft färben.

Wir werden nun diesen grofsen, peripher gelegenen und mit den hervorgehobenen Eigentümlichkeiten behafteten Elementen des Centralnervensystems durch alle Stadien wieder begegnen; wir finden sie auch im ausgeschlüpften Tier, wo sich dann ohne weiteres ergibt, dafs sie die bekannten grofsen Ganglienzellen liefern. Es ist gewifs von hohem Interesse, dafs in diesen frühen Stadien, wo die Organsysteme kaum deutlich zu erkennen sind, eine so hochgradige histologische Differenzierung ausgebildet ist, dafs die Centralorgane des Nervensystems im engeren Sinne des Wortes, also die eigentlichen Ganglienzellen, von den übrigen Nervenelementen schon durch solche Eigentümlichkeiten sich unter-

scheiden, die sie auch in dem reifen Tier beibehalten. Während fast alle übrigen Zellen dem Anschein nach ihren embryonalen Charakter behalten, nehmen sie einen spezifischen an. Ebenso bedeutungsvoll ist auch der Umstand, dafs sie in der alleräufsersten Ectodermschicht ihren Ursprung nehmen, dafs sie alle eine Zeit lang die äufsere Körperwand bilden helfen. Hier wiederholt sich ein Verhalten, welches bei den Coelenteraten bleibend ist. Einige Ganglienkugeln werden freilich verhältnismäfsig früh in die Tiefe gedrängt (Fig. 115); die meisten bleiben aber längere Zeit an der Oberfläche liegen und gelangen erst mit dem ganzen Centralnervensystem in das Innere. Der Schnitt, Fig. 123, geht durch die Ganglien des zweiten Antennensegmentes, die den hinteren Abschnitt des Gehirns bilden. Zwischen beiden Ganglienhälften wölbt sich die Oberlippe hervor (*Lb*); ähnlich ist es in Fig. 124. In Fig. 125 tritt die Lippe stark heraus; rechts und links sind grofse Ganglienkugeln zu beobachten. Unmittelbar hinter der Lippe geht der Schnitt, Fig. 126, durch. Fig. 127 und 128 enthalten die durch eine seichte Furche (*R*) getrennten Ganglien des Mandibelsegmentes (*G* IV). An dieser Stelle war nun im Naupliusstadium die tiefe, mediane Längsfalte eingestülpt (Taf. IX, Fig. 89—93). Es fragt sich: wo ist sie hingekommen? Eine genaue Auskunft kann ich nicht geben. Mehrere Möglichkeiten liegen vor: Entweder war diese Einstülpung das Resultat einer Schrumpfung durch die Behandlungsmethode veranlafst; dies ist jedoch nicht wahrscheinlich, da auch dann an andern Punkten Schrumpfungen beobachtet werden müfsten; warum denn gerade in der Mediangegend des Mandibularsegmentes und sonst nirgends? Oder es sind die eingestülpten Teile mit zur Ganglienbildung verwendet worden; dafür kann ich keine Indizien finden. Oder endlich, da die Oberlippe in Stadium G, wie wir sahen, sich stark hervorwölbt und nach hinten drängt, wodurch schon die Ganglien des dritten Segmentes auseinandergedrängt wurden, so wäre es denkbar, dafs durch den Zug, der in dieser Gegend auf die umliegenden Partien ausgeübt wird, die tiefer eingefaltete Rinne wieder glatt oder eben und die beiden Ganglienhälften auseinander gezogen würden. Welche der beiden letzten Möglichkeiten die gröfste Wahrscheinlichkeit hat, weifs ich in der That nicht anzugeben. Eine gröfsere Bedeutung in morphologischer Hinsicht kann man wohl der Längsrinne kaum zuschreiben. Die Schnitte, Taf. X, Fig. 129—139, veranschaulichen uns die seichte Medianrinne *R*, zu deren Seiten überall die Ganglienwülste erkennbar sind; in den jüngsten Segmenten, Fig. 137—139, sind die Wülste weniger als Kriterium für die Ganglienanlagen verwendbar, als die grofsen, mit helleren Kernen versehenen Ganglienkugeln, die also eher auftreten, als die übrigen Nervenelemente (vergl. besonders Taf. X, Fig. 137—141); in Fig. 138 und 141 sehen wir die Ganglienkugeln (*GK*) in dem ventralen Ectoderm der Thorakoabdominalanlage.

Im nächsten Stadium H, Taf. III, Fig. 11 und Taf. III a, Fig. 11 a, sehen wir von der Fläche nur die vorderen Ganglien, da die übrigen verdeckt sind. Wir bemerken sofort eine erhebliche Konzentration derselben zu einer gröfseren Masse, deren Bestandtheile aber leicht auf die gesondert gelegenen Ganglien des vorhergehenden Stadiums zurückzuführen sind. Das Ganglion des Augensegments (*Go*) ist ohne weiteres erkennbar; es ist gröfser geworden, scheint dunkler durch, hat noch seine kuglige Form und seine charakteristische Zellenanordnung; von dem folgenden ist es deutlich durch Bindegewebszüge, die auch von der Fläche erkannt werden, geschieden; die Ganglien des II. Segmentes, welche im vorigen Stadium jederseits als einheitliche, rundliche, zu dem ersten Fühlerpaar gehörige Masse, erschienen, zeigen nunmehr vier mächtige Ballen, die durch quer erfolgende Abtrennung aus den zwei primären des Stadiums G entstanden sind. Auch hier sind die beiden vordern, nach den Augen gerichteten, von den hintern durch Bindegewebszüge getrennt.

Die vordere Hirnportion steht mit dem Ganglion opticum in unmittelbarem Zusammenhang, so dafs ihre nach vorn gerichtete Oberfläche etwas konkav erscheint. Die hintere, gröfsere Abteilung ist von ovaler Form; die Längsaxe des Ovals läuft schräg nach vorn. Von der hinteren Begrenzungslinie sieht man einen Zug Zellen nach den Antennulae gerichtet; ob dies ein abgehender Nerv ist, oder ob derselbe mit der Segmentierung zusammenhängt, kann ich zwar nicht bestimmt entscheiden, glaube aber das erstere annehmen zu dürfen. Die nunmehr folgende Ganglienanlage, die dem Segment des zweiten Fühlerpaares (Antennen) angehört, ist nahe an die vorhergehende gerückt und erscheint von oben teilweise von den Seitenteilen der Lippe bedeckt, so dafs man nur die äufseren und hinteren Begrenzungen sieht. Diese Ganglienanlage des III. Segmentes verschmilzt nun mit denen des vorhergehenden schon in diesem Stadium und hilft das Gehirn konstituieren, so dafs man bereits in diesem Stadium die bekannte, sechseckige, definitive Umrifsform des Oberschlundganglions erkennt.

Das obere Schlundganglion nimmt also seinen Ursprung aus den Ganglienanlagen des II. und III. Segmentes, welche die Fühler tragen. Die Ganglien des II. Segmentes zerfallen bald auf jeder Seite in zwei deutlich gesonderte Abteilungen und überwiegen die des III. Segmentes erheblich an Masse. Die erste Abteilung liefert die „vordere Hirnanschwellung", die zweite die „Seitenanschwellung". (Krieger, Nr. 36, Dietl, Nr. 39.)

Das Ganglion im vierten Segment ist erheblich kleiner, als das vorhergehende und zeigt nichts, was hier besondere Bemerkung verdiente.

Die Betrachtung der Schnitte nehmen wir mit Hilfe der Tafel XI, Fig. 147—171 vor.

Der Längsschnitt Taf. XI, Fig. 171 zeigt die beiden hinter einander liegenden Ballen des Oberschlunganglions, die zum zweiten Segment gehören, sowie die Ganglienkette, die eine beträchtliche Dicke erreicht hat, nach aufsen von einer Lage heller Ganglienkugeln bedeckt ist, nach innen aber bereits durch eine aus kleinen, flachen Elementen bestehende Bindegewebsschicht begrenzt wird; zugleich ergibt sich, dafs die ganze Nervenmasse eine kompakte ist, wohl segmentweise eingeschnürt, aber nicht in Knoten abgeschnürt wird.

Die Schnitte Fig. 150—152 gehen durch das Ganglion opticum (*G. o.*); der Anschnitt Fig. 150 enthält zwei gesonderte Massen, von denen die mediale reich an Ganglienkugeln ist; Fig. 151 zeigt ebenfalls diese Ganglienzellenlage, aber in die Tiefe vorgedrungen; lateralwärts liegen zwei Massen kleinkerniger Nervenzellen, von denen die äufserste weniger umfangreich ist. Fig. 152 enthält blofs noch die beiden letzteren; in der medialen ist ein dreieckig umschriebener Raum mit der Anlage der von Leydig als Punktsubstanz beschriebenen Masse erfüllt, die aber, wie die späteren Stadien ergeben, wesentlich aus Nervenfasern besteht und daher auf den betreffenden Figuren mit *F* bezeichnet wird. Sie wurde besonders von Dietl, Berger, Flügel, Krieger u. a. genauer untersucht und stellt auch nach meinen Informationen ein höchst kompliciertes Netzwerk feinster Fasern dar.

Nach obigem besteht also jedes Ganglion opticum aus drei Teilen; der mediale setzt sich vorzugsweise aus Ganglienkugeln zusammen; die beiden lateralen bestehen aus kleinkernigen Zellen; der mittlere Ballen ist der gröfste.

Das Oberschlundganglion erscheint auf den Querschnitten Fig. 152—158. In Fig. 152 kann man einen mittleren (*MS*) und zwei seitliche Teile (*SS*) unterscheiden. Ersterer erscheint wie ein von aufsen eingedrungener Zapfen; wir nennen ihn Mittelstrang; letztere überwiegen bedeutend an Masse, zeigen in den seitlichen Partien die hellen Ganglienkugeln und werden als Seitenstränge (*SS*) weiterhin beschrieben. Nach hinten zu verschwindet nun der Mittelstrang, und die beiden seitlichen Stränge schnüren sich jederseits in drei Portionen ein, von denen die mediale die mächtigste ist (Fig 153 *SS*). Der zweite Ballen des Oberschlundganglions zeigt nun ganz die gleichen Verhältnisse (Fig. 154); auch hier sind ein eingestülpter Mittelstrang (*MS*) und zwei in drei Teile gespaltene Seitenstränge (*SS*) besonders auf der rechten Seite der Figur gut zu erkennen, nur ist der äufsere Seitenstrangteil der umfangreichste, was indessen aus der Neigung der Axe des Ovals vom zweiten Oberschlundganglionballen gegen die Medianebene sich erklären läfst.

Die nächsten vier aufeinanderfolgenden Schnitte einer Serie (Fig. 155—158) geben Aufschlufs über den Bau des Antennenganglions (*G* III), welches, wie bemerkt, den

hinteren Abschnitt des Oberschlundganglions bildet. Ein Mittelstrang ist nicht aufzufinden, wohl aber zeigt sich wieder die Einschnürung der Seitenstränge. Da nun, wie wir sehen werden, in jedem Segment eine Mittelstrangeinstülpung sich beteiligt, die für das zweite Segment in Fig. 152 enthalten ist, so könnte man die weiter nach hinten gelegene, in Fig. 154 gezeichnete, als die zum III. Segment gehörige auffassen, wenn sie auch ein wenig weiter nach vorn liegt. Die Fasersubstanzballen (*F*) sind überall deutlich. In Fig. 158 (*G* III) sieht man blofs zwei rundliche Ballen auf dem Querschnitt, aufsen mit hellen Ganglienkugeln bedeckt. Es sind dies noch Teile des Gehirns. Die folgenden hier nicht gezeichneten Schnitte enthalten Ectodermstränge, die zu den Schlundkommissuren werden. Fig. 159 ist der Querschnitt durch das Ganglion des Mandibelsegments. Die eingeschnürten Seitenstränge rechts und links zeigen gleiches Verhalten, wie in den vorhergehenden Segmenten. Vom Mittelstrang ist nur eine einzige Zelle sichtbar. Die tiefe, mediane Einstülpung in Stadium F (Taf. IX, Fig. 89–93), die in G wieder beinahe ganz verschwunden war (Taf. X, Fig. 126—128), ist also hier wieder in anderer Form aufgetreten, und zwar so, wie sie jetzt in allen Ganglien gefunden wird. Die nunmehr zu betrachtenden acht Querschnitte (Fig. 160—167) sind wieder lückenlos auf einander folgende Schnitte derselben Serie, der auch Fig. 147—154 entnommen sind. Das Ganglion im V. Segment zeigt auf den Schnitten Fig. 160, 161 und 162 einen deutlichen, eingestülpten Mittelstrangteil (*MS*), der in Fig. 160 am mächtigsten ist. Auch die Seitenstränge (*SS*), in einen äufseren und einen inneren Abschnitt geschieden, lassen sich gut erkennen. Zahlreiche Ganglienkugeln liegen in den äufseren Regionen. Unter der Nervenanlage befindet sich eine dünne Schicht von Bindegewebe, die vermutlich zu Neurilemm sich umbildet. Zwischen diesem und den eigentlichen Ganglienmassen entwickelt sich die Punkt- oder Fasersubstanz (*F*). Ganz ähnliche Verhältnisse zeigt nun auch das folgende Ganglion (Fig. 163—167 *G* VI). Der Mittelstrang ist in Fig. 164 am tiefsten vorgedrungen, während die Seitenstränge sich so verhalten, wie im vorhergehenden Segment. Auf all den beschriebenen Schnitten bemerkt man in der Mitte, wo sich also der Mittelstrang einschiebt, eine Rinne. Alle weiteren nach hinten liegenden Ganglien zeigen dasselbe. Das Ganglion des IX. Segmentes (*G* IX Fig. 168) ist ausgezeichnet durch einen besonders kräftigen Mittelstrangteil (*MS*). Die auf demselben Schnitt sichtbare Anlage der Abdominalganglien ist noch in den allerfrühesten Entwicklungsstadien.

Das Nervensystem im Stadium J ist Taf. IV, Fig. 12 von der Fläche gesehen dargestellt. Äufserlich scheint die Augenanlage ganz vom Gehirn abgetrennt zu sein, innerlich natürlich ist fester Zusammenhang. Das Gehirn läfst sich dem Umrifs nach auf das

Schema eines symmetrischen Sechsecks zurückführen, wie beim ausgewachsenen Tier. An den vorderen Ecken liegen die Vorderlappen, an den seitlichen die Seiten- oder Sinnesanschwellungen; diese beiden Ballen gehören zum Antennularsegment (II). Die hinteren Ecken des Sechsecks werden von den Antennenganglien (III) gebildet. Die abgehenden Nerven sind gut sichtbar. Wie wir sehen, stöfst dicht an das an Masse bedeutend überwiegende Gehirn die Bauchkette an. Jedem Segment entspricht also ein Ganglion; über die Herkunft des Kommissurenganglions, das von Krohn, Lemoine und Krieger (Nr. 36) beschrieben wurde, bin ich nicht im Stande, Genaueres anzugeben. Von einer deutlich gesonderten Schlundkommissur ist noch nichts wahrzunehmen.

Die Thorakalganglien sind durch das Zurückschlagen des Abdomens in Fig. 12 wahrnehmbar; aber auch die Abdominalganglien lassen sich erkennen, wenn auch weniger leicht. Das Mandibularganglion wird von der weit nach hinten vorspringenden Oberlippe zum Teil verdeckt. Aus allen Ganglienanlagen ziehen nach den zugehörigen Extremitäten die Nerven. Auffallend sind die dunkleren und helleren Massen, die man in jedem Ganglion von der Fläche erkennt; zunächst bemerkt man auch im Flächenbild in jedem Segment den medianen Mittelstrang. Man kann auch mit mittleren Vergröfserungen leicht konstatieren, dafs er in die Tiefe gedrungen ist. Ferner beobachtet man in den vorderen und hinteren medialen Teilen jeder Ganglienhälfte dichtere Zellenmassen, quer getrennt durch eine hellere Zone. Wir erkennen in diesen die medialen Teile der Seitenstränge, während die distalen als grofse, seitliche Ballen die Hauptmasse der Ganglienanlage ausmachen.

Der nicht genau mediane Längsschnitt durch den fraglichen Embryo (Taf. XII, Fig. 192) läfst vom Gehirn die Seitenstrangportionen, in vier Abteilungen zerfallen, erkennen. Die zwei vorderen gehören dem zweiten, die zwei hinteren dem dritten Segmente an. Also hat auch in dem letzteren eine Teilung stattgefunden. Die übrigen Ganglien erscheinen als gesonderte, segmentweise geordnete Zellmassen, von denen die vorderen und weiter entwickelten deutlich aus drei Lappen bestehen, die in der Bucht die Faser- oder Punktsubstanz (*F*) enthalten, während dorsal die Bindegewebshülle den Abschlufs nach dem mit Serum (*S*) gefüllten Raum bildet. Es sind diese drei Lappen so zu deuten, dafs der mittlere der angeschnittene, eingestülpte Mittelstrang (*MS*) ist, während die beiden anderen Seitenstrangportionen (*SS*) sind. Bemerkenswert sind in der Fig. 192 noch die hellen Ganglienkugeln und der beginnende Ablösungsprozefs des Centralnervensystems von der äufseren Haut, der von vorn nach hinten fortschreitet.

Die Querschnitte durch das Augenganglion (Fig. 173—175 *Go*) zeigen, wie im vorhergehenden Stadium, die Partie der gröfseren Ganglienkugeln an der medial gelegenen Region,

welche in einem Bogen das Ganglion opticum umzieht (Fig. 173 *GK*); die distalen Teile der Augenganglien lassen bedeutende Komplikationen erkennen, die sich nur schwer auf die beiden Massen des vorigen Stadiums zurückführen lassen. In der Mitte der grofsen, rundlichen Ganglienanhäufung liegt wieder die Fasersubstanz (*F*).

Durch das Oberschlundganglion sind sechs Schnitte abgebildet (Fig. 174—179). Wir können wiederum den eingestülpten Mittelstrang konstatieren (Fig. 176 *MS*), der hier von bedeutenden Dimensionen ist und eine kleine, centrale Höhle erkennen läfst, die durch die vorbeiziehende äufsere Haut, von der sich das Gehirn eben ablöst, abgeschlossen erscheint. Auch die drei Seitenstrangballen, die wir schon im Stadium H beschrieben, sind vorhanden (*SS*). Die vorhergehenden Schnitte (Fig. 174 und 175) gehen durch die vorderen Lappen; sie zeigen nicht nur den innigen Zusammenhang derselben mit dem optischen Ganglion, sondern lassen auch bedeutend vorgeschrittene Differenzierungen erkennen, und eindringendes Bindegewebe, welches Ballen und Portionen abschnürt. Von einer zweiten, im vorhergehenden Stadium noch bemerkten Mittelstrangeinstülpung ist nichts mehr wahrzunehmen; sie dürfte bereits mit der übrigen Masse verschmolzen sein.

Die Schnitte Fig. 177—179 gehen durch die Antennenganglien (*G* III). In Fig. 177 ist noch ein wenig vom Antennularganglion mitgetroffen (*G* II). Es sind hier nicht mehr zwei, sondern drei Seitenstrangportionen zu unterscheiden. Die nächsten sechs Querschnitte Fig. 180—185 sind wieder aufeinanderfolgende Schnitte einer Serie und enthalten die Ganglien der Maxillensegmente. Fig. 180 zeigt den kräftig entwickelten Mittelstrang (*MS*), der entschieden den Charakter der Einstülpung trägt. Die Seitenstrangteile sind leicht auf die früheren zurückzuführen. Eigentlich noch klarer ist der Schnitt Fig. 181, wo der Mittelstrang den tiefen, einem Centralkanal ähnlichen Einschnitt hat. Fig. 182 und 183 gehen ebenfalls noch durch Segment V. Im ersteren hängt der Mittelstrangteil nicht mehr zusammen, im letzteren ist nur noch der hintere Teil des Mittelstrangs als Anschnitt zu erkennen. Die Seitenstrangmassen beginnen weitere Komplikationen zu entwickeln und auf der rechten Seite von Fig. 183 scheint ein Nerv (*N*) bereits ausgebildet zu sein. Dafs wir es hinsichtlich des Charakters der Seitenstrang- und Mittelstrangportionen in der That überall mit echter Nervensubstanz zu thun haben, beweist das Auftreten der grofsen Ganglienkugeln in beiden. Fig. 184 und 185 enthalten die Schnitte durch das VI. Segment. Besonders in letzterem ist der Mittelstrangteil sehr ausgeprägt entwickelt. Auch hier ist ein abgehender Nerv (*N*) getroffen.

Wie aus den letzten Schnitten (Fig. 180—189) zu ersehen, beginnt die Ablösung der Ganglienkette in der Mediangegend vorn und schreitet nach den Seiten und nach hinten zu fort, so zwar, dafs überall die Ablösung zuerst in der Mitte erfolgt.

Durch das Ganglion des VII. Segmentes gehen die drei Schnitte Fig. 186—188; der Mittelstrang mit der Einstülpungshöhle ist am schönsten in Fig. 187 (*MS*) zu sehen. Dafs auch in den nächsten Ganglien der gleiche Entwicklungsprozefs der Ganglienportionen abläuft, mag der Schnitt Fig. 189 durch das achte Ganglienpaar darthun; Mittelstrang und Seitenstrangteile lassen an Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig. Die Ablösung von der äufseren Haut hat hier noch nicht begonnen. In allen erwähnten Schnitten durch die Ganglienkette (Fig. 180—189) befindet sich die Anlage der Punktsubstanzballen (*F*).

In den folgenden Stadien ist von aufsen wenig wahrzunehmen. Die Ganglienkette rückt eben in die Tiefe; man sieht dann auf der Ventralfläche die äufsere Haut bereits den Segmenten entsprechend gefaltet, und im Begriff, die Sternaleinstülpungen zu bilden (Taf. XIV, Fig. 217). Aber die Ausbildung der Längskommissuren macht bedeutendere Fortschritte, wie man aus Taf. IV b, Fig. 15 entnehmen kann, wo die Abdominalganglien durchschimmern und durch lange Stränge getrennt sind. Diese Streckungen müssen in verhältnismäfsig kurzer Zeit vollendet sein, wie daraus hervorgeht, dafs in dem Längsschnitt durch den zum Ausschlüpfen reifen Embryo (Taf. XIV, Fig. 217) die Abdominalganglien noch sehr dicht beisammen liegen.

Wir sind demnach bei den weiter als Stadium J vorgeschrittenen Embryonen lediglich auf die Untersuchung der Schnittserien angewiesen.

Der Wichtigkeit der Sache wegen habe ich aus einem Stadium, welches wenig weiter entwickelt war als J, aber noch nicht die Stufe von K erreicht hatte, sieben hintereinanderfolgende Querschnitte durch den hinteren Abschnitt des Gehirns in Taf. XIII, Fig. 194—200 und bei stärkerer Vergröfserung gezeichnet. Die vorderen Abschnitte des Gehirns, durch welche 4—5 hier nicht dargestellte Schnitte derselben Serie gegangen sind, lassen einmal den komplizierte Verhältnisse bietenden Zusammenhang des Gehirns mit den Sehganglien erkennen, dann aber zeigen sie eine mächtige mediane Ganglienanhäufung, die sich unmittelbar in die in Fig. 194 mit *MS* bezeichnete fortsetzt. Leicht zu deuten sind die drei Seitenstrangballen (Fig. 194 *SS*), von denen besonders der äufserste mit grofsen Ganglienkugeln (*GK*) versehen ist. Schwieriger dagegen liegen die Verhältnisse in Bezug auf die beiden medianen Ballen (*MS*). Dafs sie dem vorderen Ganglienzellenlager Kriegers (Nr. 36, Taf. XXXI, Fig. 1) den Ursprung geben, ist sicher; ob sie aber aus der Medianeinstülpung

im vorderen Hirnballen, wie ich sie in Taf. XI, Fig. 152 *MS* gezeichnet habe, hervorgehen, oder ob sie von den ursprünglichen, in den früheren Stadien als Oberschlundganglien bezeichneten Ectodermverdickungen (Taf. X, Fig. 115—122 *OSG*) abzuleiten sind, ist schwer zu sagen. Mit wünschenswerter Sicherheit läfst sich jedoch ihr ganz unmittelbarer Zusammenhang mit der im folgenden Schnitt sichtbaren Mittelstrangeinstülpung erweisen (Taf. XIII, Fig. 195 *MS*). Wir können aus dieser Zeichnung entnehmen, dafs dieser Mittelstrang entschieden einen wichtigen Bestandteil des Gehirns ausmacht, denn er ist beträchtlich in die Breite gewachsen und läfst die Einstülpungsgrube deutlich erkennen; auf dem vorliegenden Schnitt sind keine Ganglienkugeln im Mittelstrang zu entdecken, wohl aber in den vier Seitenstrangballen.

Aus den folgenden Schnitten (Fig. 196—199) geht hervor, dafs die Mittelstrangeinstülpung verstreicht, nach hinten zu sich verjüngt und einige grofse, aber viele kleine Ganglienkugeln birgt. In Fig. 200 weichen die Seitenstrangballen weit auseinander behufs Bildung der Schlundkommissuren, vielleicht auch, dafs sich aus ihnen die Schlundkommissurenganglien (vergl. oben pag. 70) entwickeln. Zwischen ihnen macht die äufsere Haut (*Ht*) eine tiefe Bucht; in Fig. 200 erscheint auch der Vorderdarm im Anschnitt (*VD*). Hinsichtlich der Seitenstrangballen in Fig. 194—200 ergibt sich eine allmählich fortschreitende, aus der Zeichnung zur Genüge erhellende Komplikation. Die Fasermasse (*F*) erscheint auf allen Schnitten; in dem vorderen (Fig. 194, also dem ersten Hirnballen entnommenen) zeigt sie zwei getrennte Portionen, die sich weiter nach hinten zu in dem hinteren Hirnballen zu einer einzigen vereinigen (Fig. 195—198); in den folgenden gehen die Fasersubstanzmassen wieder auseinander und umgeben sich mit Neurilemm (Fig. 199 und 200 *Bi*). Noch ist auf die abgehenden Nerven hinzuweisen (Fig. 194 und 195 *N*) und auf den besonders in Fig. 196 bis 200 deutlich erkennbaren Ablösungsprozefs von der äufseren Haut aufmerksam zu machen, der, trotzdem das Stadium etwas weiter ist als J, etwas zurückgeblieben erscheint. Die Gehirn- und Augenganglien lösen sich überhaupt etwas später ab.

Wenden wir uns nun zu den Ergebnissen der Schnittserien durch die letzten Stadien (K und L, Taf. XIII und XIV). Der Längsschnitt Taf. XIV, Fig. 217 zeigt uns die Ganglienkette. Das Hirnganglion (*OSG*) läfst zehn Ganglienhaufen und einen Fasersubstanzballen (*F*) erkennen. Es folgen dann die übrigen Segmentganglien IV—XX. Jedes enthält die Fasersubstanzmasse. Von Längskommissuren ist noch wenig zu beobachten; jedoch weisen die Bindegewebsstränge, welche der Länge nach durch die Kette hindurchziehen, auf sie hin. In der vorderen Region beginnt bereits der Verschmelzungsprozefs, der zur Bildung des

Unterschlundganglions führt; es werden dazu verwendet die Ganglien der Segmente IV—IX, mithin der Mandibelsegmente, der beiden Maxillen- und der drei Kieferfufssegmente. Die fünf nächsten gehören zu den Gehfüfsen. Im XIII. Segment geht die Sternalarterie (*St. A*) durch die Ganglienkette, die beim ausgewachsenen Tier durch die Längskommissuren zwischen dem XII. und XIII. Segment tritt. Die Durchtrittsstelle der Sternalarterie rückt also in der Folge etwas nach vorn.

Bemerkenswert bei der Konstitution des Unterschlundganglions ist der Umstand, dafs die drei vorderen Ganglienpaare eine viel innigere Verbindung mit einander eingehen, wie die drei hinteren. Dies stimmt überein mit Krieger's Fig. 3[a], Nr. 36. Fafst man nun die ziemlich gleichartigen Ganglien des X.—XX. Segmentes als Abdominalganglien auf, wofür die Lage des Mitteldarms, der Geschlechtsorgane etc. auch geltend zu machen wäre, so würde man vom Flufskrebs folgende Einteilung der Segmente aufstellen können:

In dem Kopf sind sechs Segmente enthalten; die drei ersten sind: das Augensegment, unter der Voraussetzung, dafs die Art und Weise der Entwicklung des Augenganglions als Kriterium für die morphologische Selbständigkeit des betreffenden Segmentes angenommen werden kann, und ferner die beiden Fühlersegmente, deren Ganglien zu dem Oberschlundganglion verschmelzen.

Die drei folgenden Kopfsegmente (Mandibeln, Maxille I und Maxille II) wachsen mit den drei Thorakalsegmenten (I—III. Kieferfufs) zusammen, so jedoch, dafs die drei ersteren untereinander in innigere Verbindung treten. Die übrigen elf Segmente sind den Abdomen zuzurechnen.

Kehren wir nun zur Betrachtung der Querschnitte zurück. Durch das Hirnganglion habe ich die Schnitte Taf. XIII, Fig. 203, 204, 205, 206 und Taf. XIV, Fig. 218, 219 und 220 gezeichnet. Die in den früheren Stadien aufgefundenen Teile finden wir zwar wieder, aber bedeutend weiter entwickelt. Die Mittelstrangeinstülpung (*MS*) ist in Fig. 203 bis 205 enthalten; in Fig. 204 läfst sich die Bucht in derselben noch nachweisen, in Fig. 205 dagegen ist sie durch Bindegewebszüge in zwei Teile getrennt; diese Bindegewebsmassen erstrecken sich bis zum Vorderdarm, und da der Schnitt durch die hintere Hirnpartie geht, so scheint hier die Trennung der Ganglienteile, welche zur Bildung der Schlundkommissuren führt, sich vorzubereiten.

Die als Seitenstrangballen im Vorhergehenden beschriebenen Ganglienanhäufungen haben mehrere als selbständige Massen oder Ballen erkennbare Anschwellungen geliefert, die alle durch Bindegewebe von einander abgesondert sind. Man kann in Fig. 204 und 205 die von

Krieger (Nr. 36) beschriebenen „inneren und äufseren Ganglienzellenlager der seitlichen Hirnanschwellung“, ferner die „hinteren, unteren Ganglienlager“ bereits unterscheiden. Den Abgang der Nerven für die zweiten Antennen sieht man sehr klar in Fig. 205 *N* III. Er scheint aus der Fasersubstanz hervorzukommen, wenigstens treten die Zellen der äufseren Begrenzung direkt mit den Bindegewebselementen der Faserballenumhüllung zusammen.

Auf den drei in Rede stehenden Schnitten ist die mediane Fasersubstanzanhäufung („vorderer und hinterer Punktsubstanzballen der vordern Anschwellung“, Krieger l. c.) nicht getroffen. (Vergl. Fig. 219.) Die Verteilung der grofsen Ganglienkugeln ist aus den Zeichnungen ersichtlich, wo dieselben als helle Zellen mit grofsen Kernen eingetragen sind.

Der Schnitt Taf. XIII, Fig. 206 trifft die hinterste Hirnportion; man kann deutlich den Übergang zur Schlundkommissur unterscheiden. Mitten in der Nervenanlage erscheint der eigentümlich geformte Querschnitt des Oesophagus (*Oes*).

Auf Taf. XIV, Fig. 218 ist die Hälfte eines Querschnittes durch das Hirnganglion eines ausgeschlüpften Embryos gezeichnet. Offenbar geht er durch die Seitenanschwellung. Man erkennt die Mittelstrangpartie (*MS*), drei deutlich gesonderte Seitenstrangderivate und eine dorsale Ganglienanhäufung. Die Fasersubstanz (*F*) ist von Bindegewebe scharf begrenzt und von solchem, in eigentümlichen Linien verlaufend, durchzogen.

Fig. 219 stellt einen Schnitt dar, der die mediane Fasermasse der vorderen Hirnanschwellung (*FV*) und die zwei seitlichen (*FS*) getroffen hat und durch die Seitenanschwellung des Hirnganglions geht. Der Mittelstrang (*MS*) läfst sich leicht konstatieren. Seitenstrangmassen lassen sich als äufsere (*G. a. s.*) und innere (*G. i. s.*) seitliche Hirnganglien deuten; aufserdem ist noch die dorsale Ganglienanhäufung (*G. d.*) zu bemerken und andere Komplikationen, die hier näher zu verfolgen zunächst kein tieferes Interesse vorliegt. Die strenge Sondierung durch Bindegewebshüllen ist auffallend.

Fig. 220 trifft das Gehirn da, wo der Hörnerv (*HN*) abgeht. Die seitlichen Fasermassen (*FS*) hängen mit der medianen oder vorderen (*FV*) in dieser Gegend zusammen. Mittelstrang- (*MS*) und Seitenstrangteile lassen nichts Auffallendes wahrnehmen. Interessant sind aber die beiden riesigen Ganglienkugeln (*GK*), die in den rechts und links vom Mittelstrangteil befindlichen Ballen liegen; die Kerne derselben sind wohl vier bis fünf mal so grofs, als einer der gewöhnlichen Ganglienzellkerne; das in grofser Masse vorhandene, zugehörige Protoplasma ist durch sein helles Aussehen auffallend.

Wie verhalten sich nun die übrigen Ganglien auf Schnitten? Das Ganglion im IV. Segment ist in Fig. 207, Taf. XIII getroffen; die Faserballen sind getrennt; der Querschnitt durch das

Ganglion im V. Segment dagegen (Fig. 208) geht durch die Vereinigung derselben; auf diesem Schnitt lassen sich wieder Mittelstrang- und Seitenstrangteile unterscheiden. Dasselbe gilt von Fig. 211, *G* IX, wo besonders die Mittelstrangpartie hervortritt; die abgehenden Nerven sind besonders links zu sehen. Noch besser sehen wir letztere in Fig. 212 und 214. In den übrigen Figuren sind die Ganglien nur angedeutet. Die in den hinteren Abdominalsegmenten befindlichen verhalten sich wie die übrigen (Taf. XIII, Fig. 214—216 *G*), nur sind die Verhältnisse ihrer geringeren Dimensionen wegen schwieriger zu ermitteln.

Was hinsichtlich der histologischen Differenzierung des Centralnervensystems von mir beobachtet und gezeichnet wurde, ist zum gröfseren Teil schon mehrfach erwähnt worden. Weitgehende histologische Differenzierungen beim ausgeschlüpften Krebs sind eigentlich nicht vorhanden; man kann mit Recht behaupten, dafs die Elemente im allgemeinen noch den Charakter von Embryonalzellen haben, wie man überhaupt das ausgeschlüpfte Tier als Larve bezeichnen mufs, worauf besonders auch der unfertige Darm, die Nahrungsdotterverhältnisse, die geringe Entwicklung der Geschlechtsorgane, das Fehlen der ersten Schwanzfüfse beim Männchen, das Telson etc., hinweisen. Im Nervensystem lassen sich gut die Bindegewebselemente von den eigentlichen Nerven-, besonders den grofsen Ganglienzellen unterscheiden. Es zeichnen sich die Bindegewebszellen durch geringe Menge von Protoplasma und durch lange, spindelförmige Kerne aus, die wir auf allen besprochenen Zeichnungen sahen. Sie bilden Häute und Umhüllungen, die auf den Schnitten als äufserst dünne Linien, nur durch die schmalen Bindegewebskerne auffindbar, erscheinen.

Die ganze Nervensystemanlage wird schon früh dorsal- und lateralwärts von dem Bindegewebe umschlossen, während ventral der längere Zusammenhang mit der äufseren Haut die vollständige Einkapselung einige Zeit hindert. Die Bindegewebszellen dringen auch in die Nervenmasse selbst ein, aber erst später schliefsen sich die einzelnen Ganglienmassen gegen einander ab. Auch in die Fasermassen dringen die Bindegewebszellen; dies ist in Taf. XIV, Fig. 222 veranschaulicht. Der Schnitt geht durch ein Abdominalganglion und zeigt Mittel- und Seitenstrangteile in der bekannten Anordnung; das Bindegewebe mit seinen langen Kernen ist in die Fasersubstanz eingedrungen und schnürt dort rundliche Ballen ab, die eine im ganzen symmetrische Anordnung nicht verkennen lassen. Die Frage, von welchem Keimblatt die Bindegewebsmassen, die das Neurilemm (Perineurium) liefern, abstammen, läfst sich aus der vergleichenden Betrachtung der Schnitte durch die verschiedenen Stadien dahin beantworten, dafs sie aus dem Mesoderm in das Nervensystem allmählich eindringen. Dicht an die Ectodermverdickungen des Stadiums F legen sich Mesodermelemente, primäre und

sekundäre, bis zur völligen Verschmelzung mit den Ectodermelementen, ja die eingedrungenen Mesodermzellen lassen sich noch zuweilen im Ectoderm erkennen (Taf. IX, Fig. 82, 83, 88). Beginnende Einkapselung durch das Bindegewebe ist in Taf. XI, Fig. 152 und 159—168 auf der Dorsalseite gut zu sehen. Das Umgreifen nach der ventralen Seite zu ist in Taf. XIII, Fig. 294—200 wahrzunehmen, wo auch das Tieferwuchern in die Ganglien, das Umwachsen der Fasermassen im Beginn zu beobachten ist.

Was nun die eigentlichen Nervenelemente betrifft, so sind sie anfangs alle von gleichem Charakter. Sie liegen alle im Ectoderm und lassen sich zunächst von den übrigen Elementen desselben nicht unterscheiden. Frühzeitig jedoch zeichnen sich einige durch enorme Gröfse, vor allem durch die Gröfse der Kerne aus (Taf. IX, Fig. 81 *OSG*). In den ersten Stadien liegen dieselben in der äufsersten Schichte der Ectodermverdickung und wurden oben als „Ganglienkugeln“ beschrieben und auf den Figuren mit *GK* bezeichnet. Sie unterscheiden sich durch die hervorgehobenen Eigentümlichkeiten, besonders aber durch das gesonderte Protoplasma, den hellen, grofsen, kugligen Kern mit zahlreichen Kernkörperchen durch alle Stadien hindurch aus und gehen schliefslich in die von Leydig, Dietl, Krieger und anderen beschriebenen, grofsen Ganglienzellen über. Bemerkenswert sind einige wenige, in späteren Stadien aufgefundenen, die mehr als das doppelte der gewöhnlichen Gröfse erreichen, vorzugsweise im Augenganglion, dann aber auch im Hirnganglion zu finden sind und sich frühzeitig mit einer Bindegewebskapsel umgeben (Taf. XIV, Fig. 220).

Aufser diesen grofsen Ganglienzellen erscheinen nun kleinere, die die Hauptmasse des Nervensystems zusammensetzen. Ihre Kerne färben sich stark, sind rundlich ein wenig oval und sind sozusagen in eine gleichmäfsige Protoplasmamasse eingebettet, dafs man nirgends Zellgrenzen sieht. Auch ist das Protoplasma im Vergleich zu den Kernen aufserordentlich gering an Masse, wie aus all den beschriebenen Schnitten hervorgeht. In späteren Stadien (K und L) zerfallen nun diese wieder in zweierlei Elemente. Die einen haben etwas kleinere, runde, stark lichtbrechende, homogene Kerne, und liegen haufenweise beisammen; die andern haben etwas gröfsere, hellere, mehr ovale Kerne, welche weniger Anziehungskraft für Karmin zu haben scheinen. In ihnen sieht man fädige und körnige Gebilde, so dafs man sie leicht von ersteren unterscheiden kann. Sie liegen mehr an der peripheren Gegend der Ganglien und haben einige Ähnlichkeit mit den grofsen Ganglienkugeln. Wir werden wohl nicht fehlgreifen, wenn wir die Zellen mit den helleren Kernen den von Krieger in Nr. 36, pag. 536 sub b beschriebenen gleichsetzen, während die kleinkernigen Elemente wahrscheinlich denen l. c. sub c erwähnten entsprechen. Indessen dies steht dahin; die eigentlich entscheidenden

Prozesse in histogenetischer Hinsicht treten erst nach dem Ausschlüpfen der Embryonen ein, und diese letzteren konnte ich nicht bekommen.

Die faserigen Nervenelemente sind im Embryo verhältnismäfsig spärlich entwickelt; sie treten an Masse gegenüber den Ganglienzellen entschieden zurück, während dies beim ausgewachsenen Tier umgekehrt ist. Wir fanden bei der obigen Besprechung in jedem Ganglion eine Anhäufung von feinkörniger Substanz in der Mitte (Taf. XII. Fig. 192 *F*), die sich dann in zwei Ballen der gleichen Substanz auflöst; sie sind durch Bindegewebe und Nervensubstanz getrennt; diese bilden dann sozusagen eine doppelte Brücke zu dem nächsten Ganglion, wo sich beide wieder zu einem Ballen vereinigen. Ich verglich sie oben schon mit der „Punktsubstanz“ Leydig's (Nr. 37), die später von Dietl als „Marksubstanz“ beschrieben wurde (Nr. 38). Ich habe mir dieselbe auf Schnitten durch das Krebsgehirn angesehen und kann mich ganz den Angaben Leydig's (l. c.) und Krieger's (Nr. 36) anschliefsen, die ja auch mit denen Dietl's u. a. übereinstimmen. Ich sehe auch ein höchst kompliziertes Netzwerk feinster Fasern, in welche die Ganglienzellenausläufer eintreten. Die Fasern sind zuerst im Stadium H, Taf. XI zu bemerken und erscheinen da auf den Querschnitten Fig. 154—157 u. a. als protoplasmatische, äufserst feinkörnige Masse (*F*), die noch wenig Umfang hat. Sie nimmt allmählich an Gröfse zu (Taf. XII) und wird in oben geschilderter Weise verteilt. Zunächst hält man sie einfach für Protoplasma; sie ist wohl auch in diesen Stadien nichts weiter, als das Protoplasma jener Zellen, deren Kerne so dicht beisammen stehen, dafs sie oft polygonale Umrisse zeigen, was wohl die Folge des Härtungsprozesses, aber doch auch durch das dichte Beisammenliegen derselben verursacht sein kann.

Auf Schnitten ausgeschlüpfter Embryonen ist nun gar kein Zweifel, dafs sich aus diesen anfangs homogenen Massen von „Punktsubstanz“ äufserst zarte und feine Fasern entwickeln, von denen eine gröfsere Anzahl bestimmteren Verlauf nehmen, wie z. B. in Taf. XIV, Fig. 219, wo durch die feinen Striche der Verlauf der Fasern schematisch angedeutet ist. Ich sage schematisch, denn darüber komme ich überhaupt nicht hinaus, da die mit einem guten System IX Hartnack auf dünnen Schnitten sichtbaren Feinheiten durch keine Zeichnung wiedergegeben werden können. Ich glaube nun, dafs in den in jedem Segmentganglion vorhandenen, unpaaren Fasermassen die Querkommissuren ihren Ursprung nehmen, während die paarigen Massen wohl die Längskommissuren liefern werden.

Die austretenden Nerven haben wir schon bei der Besprechung früherer Stadien erwähnt. Sie sind sichtbar, sobald die Ganglien deutlich unterschieden werden können; auch von der Fläche bemerken wir sie in Stadium H (Taf. III, Fig. 11), deutlicher bei J (Taf. IV, Fig. 12).

Auf den Querschnitten des Stadiums G sieht man bereits deutlich einzelne Nerven, die eigentlich den Eindruck machen, als ob sie mit den Extremitäten gleichzeitig angelegt würden. (Vergl. z. B. Taf. X, Fig. 128 und 129 *N*; ferner Fig. 133, 135, 136 *N*.) Ähnlich ist es in weiteren Stadien (Taf. XI, Fig. 154 *N*; Taf. XII, Fig. 183, 185, 186, 189 *N*).

Auf den Schnitten des Stadiums K, Taf. XIII, Fig. 205, 211, 212, 214 *N*, sind diese Nerven bereits mit Neurilemm umgeben und lassen z. T. ihren Zusammenhang mit den Faserballen erkennen; sie kommen aus den Regionen derselben, wo das eingedrungene Bindegewebe jene Abteilungen bildet, die in Fig. 222 dargestellt sind.

Was die Frage nach dem Ursprung des Zusammenhangs der peripheren Nerven mit dem Centralorgan betrifft, so ist eine exakt beweisende Beantwortung hier nicht möglich gewesen; denn der periphere Nerv ist, wenn er noch geringe Dimension hat, schwer von andern Gebilden zu unterscheiden; ist er aber deutlich entwickelt, so läfst sich nicht absolut sicher feststellen, ob er aus dem Centralnervensystem hervorgeknospt ist, oder ob er von anderm Ectoderm sich abgelöst hat, oder ob er gar von mesodermalen Wanderzellen gebildet worden ist. Beim Ueberschauen der Gesammtentwicklung des Nervensystems, sowie auch der Entwicklung der übrigen Organsysteme aus der ursprünglichen Blastodermblase mit der Bauchplattenanlage, in der schon einige Regionen hinsichtlich ihres definitiven Schicksals erkennbar sind (Krystallkegelzellen, Augeneinstülpung = Sehzellen, optisches Ganglion in Stadium A), drängt sich die Ansicht auf, dafs überhaupt das Nervensystem mit den übrigen Organen schon in den frühsten Stadien im Zusammenhang steht; alle weitere Entwicklung, die uns mit unsern mangelhaften Hilfsmitteln erst in späteren Stadien zu bemerken möglich ist, ist eine Herausentwicklung, eine Differenzierung mit Beibehaltung des ursprünglichen Zusammenhangs; um mich deutlicher auszudrücken, so bin ich der Meinung, dafs beispielsweise bei der hervorknospenden Extremität in Taf. IX, Fig. 80 die Verdickung des Oberschlundganglions (*OSG*), von dem später dieser Fühler innerviert wird, durch hier noch nicht erkennbare Nervenelemente mit dem Fühler bereits verbunden ist, und, wie sich sich aus der einschichtigen Keimblase die verschiedenen Organe differenzieren, so entwickelt sich hier aus dem Ectoderm der Extremität und dem der Ganglienanlage, die beide für uns unterscheidbar sind, der spätere Fühler mit dem zugehörigen Nerven und dem centralen Abschnitt. Der Zusammenhang der drei von uns unterschiedenen Gebilde entsteht also nicht etwa erst, sondern ist überhaupt immer vorhanden. Ein anderes Beispiel mag das Gesagte noch weiter verdeutlichen. Betrachten wir die Schnitte Taf. X, Fig. 125 und 126. Die grüne Drüse (*g. D*) steht in ganz unmittelbarem Zusammenhang mit der Ganglienanlage

des dritten Segmentes, ja in Fig. 125 ziehen sogar einige Kerne vom Ganglienknoten zur grünen Drüse. Warum sollen wir hier bei weiterer Entwicklung eine Trennung und dann eine schwerer zu verstehende Wiedervereinigung beider annehmen? Ist es nicht viel natürlicher, hier den Zusammenhang als einen bleibenden zu betrachten und die nachherige, für unsern analysierenden Verstand so erscheinende Verbindung einer Drüse mit dem Centralorgan durch einen Nerv als ein ganz ursprüngliches und nicht etwa sekundär entstandenes Verhältnis anzusehen? Ähnlich liegt es hinsichtlich der Verbindung der Augen, der Gehörorgane etc. mit dem Centralnervensystem. Auge und Gehirn waren überhaupt nie getrennt, das können wir hier bei *Astacus* sogar sehr deutlich nachweisen. Die Ablösung des Centralnervensystems von der äufseren Haut erfolgt, wie wir sahen, relativ spät. In den Stadien, wo sie noch nicht stattgefunden, müssen also diese Ectodermverdickungen Nerven- und Hautelemente bergen; bei der eintretenden Trennung wird der Zusammenhang erhalten bleiben. Ich verkenne keineswegs, dafs dieser auf dem Verhalten früher Stadien beruhenden Anschauung erhebliche Bedenken entgegenstehen. So ist es schwer, den späteren Zusammenhang des Mitteldarms mit dem Centralnervensystem zu verstehen; auch die zerstreuten Mesodermelemente, die die Muskulatur bilden, machen hier bedeutende Schwierigkeiten. Auch sind mir die entgegengesetzten Anschauungen anderer Forscher bekannt. Für die oben genannten Beispiele konnte ich mich aber des dort ausgesprochenen Eindruckes nicht erwehren; besonders war es das Studium früherer Stadien, wo Nervensystem, Sinnesorgane, Extremitäten in der kugligen Fläche ausgebreitet liegen, und durch die eigentümliche Anordnung ihrer Elemente einen gesetzmäfsigen Zusammenhang nicht verkennen lassen (vergl. bes. Fig. 8 auf Taf. III u. a.), was mich bestimmte, die ausgesprochene Ansicht nicht zu unterdrücken. Wir sind geneigt, die Erscheinungen in infinitum zu trennen und werden später genötigt, den früheren Zusammenhang zu erklären; bei chemischen und physikalischen Prozessen führt dies zu glänzenden Resultaten. Bei der Untersuchung der wunderbaren Entwicklungserscheinungen in der organischen Welt aber drängt sich bei tieferer Betrachtung immer wieder der Gedanke auf, dafs man schon vom ersten Stadium an einem untrennbaren Ganzen gegenübersteht. (Vergl. besonders Rauber Nr. 11.)

Fragen wir nun, welche Teile des ausgebildeten Centralnervensystems aus dem Mittelstrang und den Seitensträngen ihren Ursprung nehmen? Aus Krieger's Zeichnungen ist ersichtlich, dafs in jedem Ganglion mittlere Ganglienzellenanhäufungen sich finden, die entweder eine Strecke weit getrennt sind oder eine zusammenhängende Masse bilden; vorn ist diese Masse im allgemeinen schmäler, hinten dagegen breit und in einigen Ganglien sind

die seitlichen Teile der nach hinten breit werdenden, mittleren Ganglienzellenanhäufungen abgetrennt. Zu beiden Seiten der vorderen Abschnitte liegen ebenfalls noch zwei Ganglienhaufen, die in einigen Segmentganglien mit der medianen Portion in Zusammenhang treten. Ferner liegen zu beiden Seiten die voluminösen Fasermassen.

Ganz ähnlich sind die Verhältnisse im Gehirnganglion, nur mit dem Unterschied, dafs alle Partien gröfser sind, kompliziertere Formen haben und mehrere Fasersubstanzballen vorhanden sind. Wenn wir mit diesen ausgebildeten Ganglien die letzten Stufen der späteren embryonalen vergleichen und diese zurückverfolgen, so darf man schliefsen, dafs die in jedem Segment erfolgende Medianeinstülpung der medianen Ganglienanhäufung, also Krieger's „hinterem Ganglienzellenlager" und wahrscheinlich auch medianen Teilen des „vorderen", den Ursprung giebt; die Seitenstrangportionen liefern in ihren peripheren Teilen die seitlichen, vorderen und hinteren Ganglienzellenlager, resp. die flügelförmig nach den Seiten gerichteten Massen der medianen Ganglienanhäufungen; die medialen Seitenstrangzellen dagegen gehen in die Fasersubstanzzellen über; aus ihnen wachsen die Längs- und Querkommissuren hervor. Diese interessanten Vorgänge sind indessen im einzelnen noch zu verfolgen. Im oberen Schlundganglion liegen, wie schon bemerkt, ganz analoge Beziehungen vor. Vordere und hintere Ganglienzellenlager entspringen dem Mittelstrang, während die „äufseren und inneren Ganglienzellenlager" der seitlichen Hirnanschwellung, sowie die hinteren, äufseren Lager nebst den Fasersubstanzballen aus den Seitenstrangteilen ihren Ursprung nehmen.

Litteraturangaben und Vergleiche.

Rathke (Nr. 1, pag. 32 ff. und 50 ff.) fand das Nervensystem erst im Embryo mit angelegten Gehfüfsen, und zwar entdeckte er zuerst die Bauchkette, scheint aber die grofsen, aufgewulsteten Ganglienanlagen für Ursprungsstellen von Muskeln gehalten zu haben. Von der Ganglienkette aus bemerkte er auch die den späteren Schlundkommissuren entsprechenden Stränge und gibt an, dafs sie nach vorn zu unmerklich sich verlieren und die Gehirnanlagen enthalten. Die Verbindungen der Ganglien unter einander konnte er auch in späteren Stadien nicht auffinden. Die vier vorderen Gehirnknoten aus dem II. Segment sah er in späteren Stadien und konstatierte, dafs die beiden hinteren von beträchtlicher Gröfse sind; die des III. Segmentes erwähnt er nicht.

Genauere Angaben macht Bobretzky in seiner trefflichen Abhandlung (Nr. 7 und 8); merkwürdiger Weise fand er das Nervensystem erst auf nach Anlage der Laufffüfse. Er

beschreibt es als Ectodermverdickung. Aus seinen Figuren (l. c. Taf. I, Fig. 10) ist zu entnehmen, dafs er es als einen dicken Ectodermstrang erkannte ohne Gliederung; ebenso erscheint bei ihm die Hirnanlage als einfache Knotenbildung am Ectoderm; Genaueres über Mittel- und Seitenstränge oder derartiges ist aus seinen Zeichnungen nicht ersichtlich; die von ihm beschriebene Längsfurche, die man schon von der Fläche beobachten kann, hat mit der Mittelstrangeinstülpung nichts zu thun. Dagegen finden wir die Faserballen mit den daraus entspringenden Nerven nebst dem einwuchernden Bindegewebe von Bobretzky so dargestellt, dafs sie gut mit den von mir geschilderten Verhältnissen übereinstimmen. Bei seiner Zeichnung von *Palaemon* (Taf. IV, Fig. 13 l. c.) läfst er die zweite Antenne zu dem zweiten Hirnballen gehören, der nach meinen Beobachtungen dem Antennularsegment zuzurechnen ist; die Antennenganglien vermisse ich in jener Abbildung. Seine übrigen Zeichnungen, *Palaemon* betreffend, lassen die Fasersubstanzballen in jedem Ganglion erkennen.

In Balfour's Handbuch (Nr. 12 I, pag. 492 und II, pag. 368) sind gemäfs meinen neuen Beobachtungen einige Änderungen hinsichtlich der meiner ersten Abhandlung (Nr. 4 entnommenen Angaben erforderlich: Der Bauchstrang kann nicht als anfangs ungegliedert bezeichnet werden; er ist ein kontinuierliches, aber den Segmenten entsprechend gegliedertes Gebilde. Die beiden von Balfour erwähnten, von mir entdeckten Gruben sind die Augeneinstülpungen, und haben zunächst nichts mit der Hirnentwicklung zu thun; dafs sie anfangs mit der gesamten Nervenanlage zusammenhängen, habe ich in meiner ersten Arbeit schon konstatiert, glaubte aber damals, diese Einstülpungen stünden in näherer Beziehung zum Oberschlundganglion, während sie die Sehapparate zusammensetzen helfen; letzteres schrieb ich damals nur in einer Anmerkung (Nr. 4, pag. 171). Es sind also nicht fünf Elemente, die in die Bildung des Gehirns eingehen, wie Balfour meiner Abhandlung entnahm, nämlich: „zwei Epiblastgruben, zwei Epiblastwülste und eine Epiblasteinstülpung", sondern vielmehr wird das Gehirn durch Verschmelzung der Ganglienanlagen der beiden Fühlersegmente gebildet. Diese Ganglienanlagen verhalten sich ganz wie die der übrigen Segmente; sie bestehen aus zwei Seitenstrangportionen und einem medianen, durch Einstülpung entstandenen Mittelstrang. Letzterer liegt im Antennensegment nur etwas weiter vorn. Als weitere Eigentümlichkeit des Gehirns mufs die frühzeitige Trennung der Antennularganglien in zwei Portionen hervorgehoben werden, deren hinterste vorzugsweise das Zustandekommen der bekannten Seitenanschwellung des Krebsgehirns veranlafst. Die weitere Bemerkung Balfour's (l. c. pag. 492): „Die Zellen der (medianen) Rinne selbst sollen sich, wie Reichenbach glaubt, jedoch meiner Ansicht nach ohne genügenden Grund, gleichfalls einstülpen und zur Bildung des Bauch-

strangs beitragen," dürfte nunmehr nach den vorliegenden Untersuchungen ebenfalls zu ändern sein. Die Existenz des eingestülpten Mittelstrangs wird von Balfour mit grofser Entschiedenheit in Abrede gestellt, ja er sucht denselben sogar durch Schrumpfungen zu erklären; Vergl. l. c. Bd. I, pag. 390, Zeile 5 v. u., wo er für Lepidopteren die Existenz der von Hatschek beschriebenen Mittelstrangportionen in Abrede stellt, weil er sie bei Arachniden nicht auffand. Bezüglich der ersten Anlagen des Nervensystems bei andern Arthropoden vergleiche man den ersten Teil, pag. 43.

Die Angaben Hatschek's bezüglich des Bauchstrangs der Lepidopteren (Nr. 30) stehen mit meinen Beobachtungen im wesentlichen im Einklang. Die Seitenstränge beschreibt er auch (pag. 8) als mit segmentweisen Anschwellungen versehen; hinsichtlich seiner Angaben, den eingestülpten Mittelstrang betreffend, verweise ich auf seine Figuren 11 und 12, wo die Übereinstimmung mit meinen Zeichnungen augenfällig ist. Seine Schilderung der Entwicklung des Insektengehirns läfst sich weniger vollständig mit meinen Angaben vereinigen. Indessen sind doch sehr wesentliche Momente übereinstimmend; so der Zusammenhang mit der Bauchkette, die Seitenstrangteile des Gehirns etc. Die seitliche Falte, die sich im Insektenhirn nach Hatschek als Einstülpung findet, steht wahrscheinlich mit der im folgenden Kapitel noch weiter zu erörternden Augenfalte, Augeneinstülpung, im Zusammenhang, worauf ich also hier verweise. Dafs auch die Kowalevsky'schen Bilder, die in alle Handbücher übergegangen sind, auf ähnliche, wenigstens nicht schwer auf die von mir geschilderten Verhältnisse sich zurückführen lassen, mag nur erwähnt werden. (Vergl. Nr. 12, pag. 390, Fig. 189.) Aus Tichomiroff's Angaben (Nr. 21) bezüglich der Embryonalentwicklung von *Bombyx* mag folgendes bemerkt werden: Nach ihm sind die Ganglienzellen ebenfalls nach innen gewanderte Ectodermzellen; die Ganglien entstehen früher, als die Kommissuren. Auch Tichomiroff zählt sechs Kopfsegmente und zwanzig Segmente im ganzen. Ayers bildet auf Taf. 21 in Nr. 42, Fig. 39 und 40, ebenso in Taf. 22, Fig. 16 und 23, und besonders auf Taf. 23, Fig. 9—12, Verhältnisse ab, welche sich sehr gut mit meinen Resultaten vereinigen lassen. Mittelstrang und Seitenstränge sind deutlich zu erkennen.

Sehr abweichender Natur sind die Beobachtungen Balfour's (Nr. 12) bezüglich der Arachniden, wo er die gänzliche Abwesenheit eines Mittelstrangteils behauptet. Allein gerade bei *Agelena,* worauf sich Balfour's Angaben beziehen, sind ja die Entwicklungsvorgänge, welche zur Bildung des Bauchstrangs führen, in erheblichem Grad alteriert durch die Bildung des Dottersackes und die Krümmungen der Bauchplatte; durch diese Umstände werden die beiden Seitenstränge des Nervensystems beinahe um die Länge des Eidurchmessers

auseinander gezogen (vergl. besonders Nr. 12 I, pag. 427, Fig. 206, aber auch pag. 424, Fig. 203). Balfour gibt an, dafs die beiden symmetrischen Bauchplattenhälften so auseinander weichen, dafs die Ectodermverdickungen (Ganglienanlagen) durch eine dünne, breite Ectodermlage getrennt erscheinen. Hier kann sich selbstverständlich die Mittelstrangeinstülpung nicht entwickeln; die viel spätere Verschmelzung der Ganglienanlagen bei Arachniden ist demnach als ein sekundärer, durch die Ausbildung des Dottersackes aufgehaltener Prozefs aufzufassen. Auch Metschnikoff hat mediane Teile am Bauchmark des Skorpions beobachtet, aber nach Balfour wieder „ohne genügende Gründe".

Der von Kleinenberg (Nr. 43) geschilderten Entwicklung des Annelidennervensystems gegenüber mag hervorgehoben werden, dafs wir eigentlich bei *Astacus* nicht recht von einer anfänglichen Trennung der Hirnteile und der Bauchstrangteile reden können. Im Gegenteil: Oberschlundganglionteile, Sehganglien und vordere Bauchstrangteile entstehen gleichzeitig und hängen von anfang an zusammen. Die von Hatschek (Nr. 24) beobachteten Vorgänge am Nervensystem von *Lumbricus* lassen sich zum grofsen Teil mit den meinigen in Einklang bringen. Ich verweise nur auf seine Fig. 1—6, welche Querschnitte durch den embryonalen Bauchstrang darstellen und Mittelstrang- und Seitenstrangteile erkennen lassen. Letztere haben sogar hinsichtlich der weiteren Zellengruppierung eine grofse Ähnlichkeit mit den bei *Astacus* beschriebenen Verhältnissen. Bei *Protodrilus* dagegen fand Hatschek nur die Seitenstränge (Nr. 44), die mediane Flimmerrinne rechnet er nicht zum Nervensystem. Bei *Polygordius* aber finden wir wieder das Gleiche, wie bei *Astacus*. Hatschek's Zeichnungen auf Taf. VIII, Fig. 84—89 und 94 in Nr. 45 weisen wieder den eingestülpten Mittelstrang und die Seitenstränge auf. Endlich sind noch Semper's Arbeiten über die Naïden zu zitieren (Nr. 34). Semper läfst zwar das Mesoderm an der Bildung der Ganglien („Spinalganglien") sich beteiligen, seine Zeichnungen und Erklärungen lassen sich aber gut mit den hier erörterten Resultaten in Einklang bringen. An die Beteiligung des Mesoderms bei der Entwicklung des Nervensystems scheint indessen Semper selbst nicht recht geglaubt zu haben; wenigstens schwächt es seine diesbezüglichen Angaben in der Anmerkung auf pag. 119 (l. c) erheblich ab.

Ich vermeide zunächst weitere Verallgemeinerungen und die Diskussion über die Verwandtschaftsverhältnisse der segmentierten Tiere, die in der angezogenen Litteratur genügend erörtert sind.

Was vor allem noch fehlt, sind gehörig gesicherte und zahlreiche Thatsachen über die Entwicklung des centralen Nervensystems, besonders der Schlundganglien noch weiterer

Arthropoden. Solange noch so abweichende Angaben wie die oben erwähnten vorliegen, ist an eine zusammenfassende Theorie nicht zu denken.

3. Die Entwicklung der Augen und der Gehörorgane.

a) Das Auge.

Die Entwicklung des Auges steht im innigen Konnex mit der des centralen Nervensystems. Die ersten Stadien der Augenanlagen sind im ersten Teil ausführlicher geschildert. Als wichtige Resultate sind folgende hervorzuheben:

Schon im Stadium A, Taf. I, lassen sich in den vorderen Kopflappenteilen Zellregionen nachweisen, welche wichtige Faktoren bei der Augenentwicklung sind. Es sind dies die mit *KK* und *AE* bezeichneten Regionen, welche wir auch in den Stadien B—E, Taf. II noch gut erkennen und als Krystallkegelzellen und Augeneinstülpung beschrieben haben. Ausgezeichnet sind sie durch die konzentrische Anordnung der Zellen und die auffallende Gröfse der Kerne, besonders der Augeneinstülpungen. Im Stadium E, Taf. II ist eine erhebliche Konzentration der Augenanlagen zu konstatiren und aufserdem hat sich die mit *AE* bezeichnete Partie tief eingestülpt, wie man schon in der Flächenansicht, besonders aber auf dem Querschnitt Taf. VIII, Fig. 55 und 56 *AE* gut bemerkt. (Vergl. auch Taf. VII, Fig. 43 *AE* und Taf. II a, Fig. 7 a *AE*.)

In den folgenden Stadien, Fig. 8 und 9 auf Taf. III hat die Zusammenziehung noch zugenommen. Es erscheinen jetzt vor der Lippenanlage zwei keulenförmige, nach aufsen gerichtete Ectodermmassen, die in innigem Zusammenhang mit der im II. Segment befindlichen Ganglienanschwellung stehen (Taf. III a, Fig. 8 a und 9 a *OSG*). Im Stadium der Fig. 8 vollziehen sich hinsichtlich der Anordnung der Zellen einige Veränderungen, wie aus den langen, parallelen Zügen grofskerniger Zellen ersichtlich ist. Endlich zeigen sich in Fig. 9, Stadium F die Oberschlundganglienmassen und vor denselben nach aufsen zwei weitere Ectodermverdickungen, die ich als Sehganglien, als Ganglia optica (*Go*) bezeichnet habe, nicht aber als Lobus opticus des Gehirns; ich betrachte dieselben als Segmentganglien, welche zu den Augenstielen gehören (vergl. Huxley, Nr. 31), also nicht als Gehirnteile. Wie schon mehrfach erwähnt, liefs ich mich dazu durch die ähnliche Entwicklung der Segmentganglien bestimmen. Wo die keulenförmige Augenanlage breiter wird, erkennen wir wieder die konzentrisch geordneten Zellen (*KK*); zwischen diesen und dem Ganglion opticum ist jetzt in Fig. 9 eine helle Zone sichtbar, die den Ort der erfolgten Einstülpung (*AE*)

anzeigt. Die Figuren Taf. IX, Fig. 69, 70, 71 zeigen die besprochenen Verhältnisse im Längsschnitt, wo wir also wiederum Krystallkegelzellen (*KK*), Augeneinstülpung (*AE*), optisches Ganglion (*Go*) und Oberschlundganglion (*OSG*) in ihren Beziehungen genau und vollständig überschauen. Ebenso lehrreich sind die Querschnitte Taf. IX, Fig. 76—79; man vergleiche hierzu auch die Schilderung im I. Teil dieser Abhandlung.

Im Stadium mit angelegten Kaufüfsen (*G*, Taf. III, Fig. 10) liegen die oben beschriebenen Ectodermpartien des Auges noch auf der Kugelfläche fast ganz ausgebreitet; einzelne Abschnitte sind von der Fläche gesehen gut kenntlich, so die Krystallkegelzellen (*KK*) und das Ganglion opticum (*Go*), welches bereits erheblich verdickt ist; zwischen beiden mufs die eingestülpte Ectodermportion (*AE*) liegen. Der Zusammenhang des Sehganglions mit dem Gehirn ist im Flächenbild zu sehen, jedoch ist bereits dazwischen eine dünne Bindegewebslage, kenntlich an den langen, schmalen Kernen. Die Längsschnitte durch das Auge auf diesem Stadium finden wir auf Taf. X, Fig. 105—107. Der erste läfst die Augeneinstülpung als solides Zellhäufchen erkennen (*AE*), über welche das einschichtige Krystallzellenlager hinwegzieht (*KK*). Die folgenden Schnitte treffen das Augenganglion und geben Aufschlufs über seinen Zusammenhang mit dem Gehirn. Ähnliches zeigen auch die Querschnitte (Taf. X, Fig. 111—116). Anfangs erscheinen nur die hochcylindrischen Krystallzellen (Fig. 111 *KK*), dann liegt unter denselben die Augeneinstülpung wiederum als solides Zellhäufchen (Fig. 111 und 113 *AE*), das sich aber durch sein Verhalten gegen Karmin von den übrigen Ectodermverdickungen auszeichnet und dadurch leicht kenntlich ist; es färbt sich nämlich weniger stark. Ferner beobachten wir hier noch das optische Ganglion (*Go*) und das obere Schlundganglion (*OSG*), welches deutlich vom ersteren abgetrennt ist.

Höchst interessanten Verhältnissen begegnen wir im Stadium mit angelegten Gehfüfsen (*H*, Taf. III, Fig. 11). Die Augenanlagen treten hoch aus der Kugelfläche hervor und sind auch von ihrer Umgebung deutlich abgehoben; sie scheinen mit dem Gehirn in innigem Zusammenhang zu stehen, und die vorderen Lappen des ersten Hirnganglions machen fast den Eindruck, als ob sie zu den Augen gehören würden. Dies ist jedoch, wie sich aus der Beobachtung der späteren Stadien ergibt, nicht der Fall. Die Krystallzellen, welche im vorigen Stadium noch neben einander auf der Kugelfläche ausgebreitet lagen, haben sich jetzt zu einem mehrschichtigen Zellenstratum zusammengezogen, welches aus vier bis fünf parallelen Reihen besteht und mit langgestreckten Kernen versehen ist.

Das Augenganglion (*Go*) erscheint schon in der Flächenansicht mehrschichtig, ist etwas kuglig und ist von den hinten liegenden Hirnportionen durch eine dünne Bindegewebschicht

getrennt. Zwischen dem optischen Ganglion und dem Krystallzellenstratum liegt eine hellere Zone, welche die Augeneinstülpung (*AE*) birgt. Sie erscheint hell, da die sie konstituierenden Elemente wenig Karmin annehmen und grofse, helle Kerne haben, ähnlich den bei dem Nervensystem geschilderten Ganglienkugeln.

Durch das Auge gehen die Querschnitte auf Taf. XI, Fig. 148—152, die bei der nach aufsen gerichteten Stellung der Augen eigentlich Längsschnitte durch die Augenanlagen darstellen. Die Krystallkegelzellen sind auf allen sichtbar; in Fig. 149 und 150 sieht man, dafs dieselben in einige deutlich abgegrenzte Gruppen zerfallen, die untereinander verschieden sind durch die abweichende Anordnung der sie zusammensetzenden Zellen; in Fig. 149—151 ist eine an der Aufsenseite befindliche, sanfte Einbuchtung sichtbar; deutliche Zellgrenzen sind nicht überall zu konstatieren, die Kerne färben sich stark und sind langgestreckt elliptisch; das zugehörige Protoplasma ist an Masse unbedeutend.

Unter dieser äufseren Ectodermschicht liegt nun im Innern jene mit *AE* auf den in Rede stehenden Schnitten bezeichnete Zellgruppe, die wir ohne Bedenken auf die eingestülpte Ectodermpartie der vorigen Stadien zurückführen können, und die wir als Augeneinstülpung beschrieben; wir können alle Übergänge nachweisen. Fig. 148 enthält den Anschnitt derselben; die folgenden Figuren zeigen, dafs sie eine Falte nach innen zu bildet; wir unterscheiden eine Bucht, eine innere und eine äufsere Wand der Einstülpungsfalte, die wir mit *AW* und *IW* fernerhin bezeichnen. Diese Falte ist zwar nicht mit der ursprünglichen Augeneinstülpung identisch, da letztere ja im Stadium G (Taf. X, Fig. 105—107, 111—113) als solides Zellhäufchen wiedererscheint. Die Elemente der Augenfalte im Stadium H entstammen jedoch der primären Einstülpung. Diese Augenfalte besteht hier zum allergröfsten Teil aus den uns vom Nervensystem her bekannten grofsen Ganglienkugeln mit hellen, kugligen Kernen. An einigen Stellen treten jedoch Gruppen kleinkerniger Elemente auf, die wir weiter verfolgen müssen; so in Fig. 150, 151, 152.

Das Ganglion opticum finden wir auf den Schnitten Fig. 150—152. Fig. 150 läfst zwei Gruppen unterscheiden, die aufser den kleinen Ganglienzellen mehrere peripher gelegene Ganglienkugeln enthalten. In Fig. 151 dagegen sehen wir drei solcher Gruppen; die mediale besteht vorzugsweise aus den grofsen Ganglienkugeln und scheint in die Tiefe zu wuchern und nach unten das Ganglion zu umwachsen; die mittlere ist die umfangreichste und besteht zum gröfsten Teil, wie sich auch aus den Nachbarschnitten ergibt, aus kleinen Ganglienelementen; die äufsere oder distale, fast rechteckig begrenzte Portion ist relativ klein. Ich glaube nun, dafs wir das Recht haben, diese drei Portionen als homolog dem Mittelstrangteil

und den Seitenstrangportionen der übrigen Ganglien zu erachten, so zwar, dafs die mediale an Ganglienkugeln reiche Partie der Hälfte des Mittelstrangs entspricht. In Fig. 152 die den folgenden Schnitt der Serie enthält, (während zwischen 150 und 151 zwei Schnitte nicht gezeichnet sind), ist der fragliche Mittelstrangteil nicht mehr zu erkennen, wohl aber die beiden Seitenstrangportionen, von denen die mediale bereits einen Fasersubstanzballen enthält; im übrigen zeigt das Ganglion opticum in histologischer Hinsicht ganz ähnliche Verhältnisse wie die übrigen Ganglien auch. Es entwickeln sich also sämmtliche Ganglien nach denselben Gesetzen, nur mit dem Unterschied, dafs beim optischen Ganglion die Mittelstrangportion getrennt entsteht, was durch die Stellung der Augenanlage bedingt erscheint. Wir sehen also, dafs man für die Milne-Edwards'sche Ansicht hinsichtlich der Deutung der Augen als Anhänge des ersten Segments auch die gleichartige Entwicklung des Augenganglions in frühen Stadien geltend machen kann. Noch zu erwähnen wären die einwandernden Mesodermelemente, die besonders in Fig. 149—152 häufiger sind. In Fig. 149 und 150 deute ich die eine Gruppe als Augenmuskelanlage (*AM*), während die einsamen Wanderzellen als Blut-, Bindegewebs- und Pigmentzellen anzusprechen sind. Hervorzuheben ist der dichte Zusammenhang der Teile in Fig. 152; oft erscheint die Grenze zweier Nachbargebiete als gerade Linie.

Beim Embryo mit angelegten Schwanzfüfsen, Stadium J Taf. IV, Fig. 12, hat die Augenentwicklung erhebliche Fortschritte gemacht. Die Augen sind hier grofse, etwas birnförmige, alle übrigen Extremitäten an Masse weit übertreffende und weit abgeschnürte Ballen, an denen man schon von der Fläche bedeutende Komplikationen im Inneren bemerkt. Die Krystallzellenschicht ist wieder am auffallendsten; die Gruppierung ihrer Elemente weist bereits auf die Bildung der Kegel hin; man kann die Fortsätze derselben bis weit ins Innere verfolgen; von Interesse ist, dafs die vorderen und hinteren Partien der Krystallkegel und ihre inneren Fortsätze eigenthümlich gebogen erscheinen. Zwischen den einzelnen Krystallkegeln beginnt die Ablagerung von sepiafarbigem Pigment. Auch hinter dem Krystallzellenlager beginnt die Pigmentbildung, ist aber noch so gering, dafs auf den Zeichnungen keine Rücksicht darauf genommen wurde. Das Ganglion opticum erscheint als dunkler, mächtiger Ballen im schmalen Teil der Angenanlagen; zwischen ihm und dem Gehirn sieht man abschliefsende Bindegewebshüllen. Vor dem Ganglion opticum, also hier nach aufsen gelegen, fällt eine konvex nach aufsen gebogene Schicht langgestreckter Elemente auf, die in ihrer Gruppierung und ihrer Stellung den Krystallkegeln zu entsprechen scheinen; diese wichtige Schicht ist die erste Anlage der eigentlichen Retina oder der Retinulaelemente Grenacher's (Nr. 50).

Die nun zu erörternden Schnitte geben weitere Auskunft über feineren Bau und Herkunft jener das Auge zusammensetzenden Teile. Der Schnitt Taf. XII, Fig. 173 entspricht etwa dem auf Taf. XI, Fig. 150. Wir erkennen die Ganglienkugelschicht am medialen Teil des Sehganglions, die wir oben als Mittelstrangteil deuteten, und die zwei Seitenstrangportionen des optischen Ganglions (*Go*). Letztere zerfallen in mehrere Ballen, von denen der rundliche, medial gelegene den gröfser gewordenen Faserballen enthält. Die Augenfalte zeigt bedeutende Verdickungen ihrer Aufsen- und Innenwand. Die Falte selbst ist immer mit hellen Ganglienkugeln ausgekleidet; die Innenwand (*IW*), aus kleinkernigen Elementen mit wenig Protoplasma bestehend, steht mit dem Ganglion opticum in fester Verbindung, während die Aufsenwand, ebenfalls aus kleinkernigen Zellen mit verschwindendem Protoplasma und ohne sichtbare Zellgrenzen zusammengesetzt, stark nach dem Krystallzellenlager hervorgewölbt erscheint; nach unten zu geht ein Zellenzug um den untersten Faltenteil herum nach innen, wo er sich mit Innenwand- und Sehganglionteilen verbindet. Diese Zellmasse ist neu; im vorhergehenden Stadium ist davon nichts zu sehen. Das Krystallzellenlager (*KK*) hat wenig Änderungen aufzuweisen; die charakteristische, aus der Figur ersichtliche Anordnung ist geblieben, ebenso die sanfte Einbuchtung am distalen Abschnitt; die Elemente haben sich vermehrt. Einige Wanderzellen (*Pg*) drücken sich an der Innenwand hin. Nach dem soeben Erörterten ist der folgende Schnitt Fig. 174 leicht verständlich. Das Ganglion opticum (*Go*) zeigt nicht mehr die Ganglienkugelschicht, wohl aber die centrale Fasersubstanz (*F*); der vordere Hirnlappen (*OSG*) stöfst dicht mit dem Sehganglion zusammen; Innen- und Aufsenwand der Augenfalte, sowie die wandernden Pigmentzellen — denn als solche müssen wir jene mit *Pg* bezeichneten Elemente wohl auffassen — verhalten sich wie im vorhergehenden Schnitt. Ebenso die Epidermisschicht (*KK*), die jedoch nunmehr sich deutlicher zu färben beginnt, indem ein Teil der sie zusammensetzenden Zellen kleine, braune Pigmentkörperchen produziert. Ich bezeichne diese Zellen als ectodermale Pigmentzellen (*Pg. e*), während die obigen als mesodermale (*Pg. m*) aufgeführt werden. Hieraus folgt auch, dafs die Bezeichnung des ganzen Stratums als Krystallzellenschicht in früheren Stadien insofern nicht ganz korrekt ist, als aus ihm sich auch Pigmentzellen abscheiden. Aufserdem liefert dies Stratum, wie wir sehen werden, die Semper'schen Kerne.

Der Schnitt Fig. 175 enthält aufser den Krystallzellen der hinteren Region den letzten Abschnitt der Augenfalte (*AE*), an welchem der auf den beiden vorhergehenden Schnitten auch zu beobachtende, nach innen gerichtete Zellstrang hängt; ferner bemerkt man noch einen kleinen Teil des optischen Ganglions.

Es bleiben nun noch die letzten beobachteten Entwicklungsstadien des Auges zu erörtern:

Von der Fläche ist bei dem nunmehr sehr dicken, stark sich färbenden Auge wenig mehr zu sehen. Auf Taf. IV b, Fig. 13 erkennt man die Form- und Stellungsverhältnisse der Augen ohne weiteres; die Hauptregionen sind auch noch zu unterscheiden. Bemerkenswert ist wiederum die auffallende Gröfse der Augen gegenüber den übrigen Teilen; sie scheinen in der Entwicklung allen andern Organen vorauszueilen; während z. B. der Längsdurchmesser des Auges in Stadium J noch nicht ein Siebentel der Länge vom Cephalothorax beträgt, macht er in vorliegendem Stadium (K) annähernd ein Fünftel aus. Die weiteren Ergebnisse meiner Untersuchungen sollen an den Schnitten durch diesen und den ausgeschlüpften Embryo erörtert werden, die ich auf Taf. XIII, Fig. 202, besonders aber auf Taf. XIV, Fig. 223, 224, 225 und 226 gezeichnet habe.

Der erste (Taf. XIII, Fig. 202), in dreifsigfacher Vergröfserung abgebildete, gibt ein Übersichtsbild; wir sehen daraus, wie die Krystallzellenschicht *KK* nach aufsen und unten gewachsen ist und in einzelne, mehr oder weniger streng gesonderte Abschnitte zerfällt. Aufsen- und Innenwand (*AW* und *IW*) der Augenfalte sind auf das vorige Stadium ohne weiteres zurückführbar; freilich erscheinen die Elemente weit zahlreicher. Die konvexe Aufsenwand enthält — den Krystallkegeln entsprechend — strahlig geordnete Elemente. Die mesodermalen Pigmentwanderzellen sind zahlreicher geworden und gruppieren sich hier zu einer bald kompakt werdenden Masse zwischen Krystallzellenstratum und Aufsenwand der Augenfalte. Das Ganglion opticum zeigt die drei auch im Auge des ausgewachsenen Krebses beschriebenen Fasersubstanzballen und steht im Begriff, von der äufseren Haut sich loszulösen. Im proximalen Abschnitt entdecken wir den schon früher gefundenen Augenmuskel (*AM*).

Der gleichen Serie entstammt der Schnitt Taf. XIV, Fig. 223, der bei stärkerer Vergröfserung dargestellt ist. Beginnen wir mit der Epidermisschicht (*KK*); sie ist nach aufsen und unten geschoben; in den am weitesten hervorragenden Regionen sind die ausgebildeten Krystallkegel zu konstatieren; an den breiten, die eigentlichen Krystallkegel bergenden Aufsenteilen bemerken wir die „Semper'schen Kerne“ (*SK*), die die Corneafacetten (*Co*) liefern. Besser sehen wir dieselben in Fig. 224 (*SK*), wo sie in der äufsersten Zone liegen, immer vier zusammen, mit wenig Protoplasma umgeben; noch deutlicher erscheinen sie in Fig. 225 (*SK*), die dem ausgeschlüpften Embryo entstammt, wo wir auch bereits die linsenförmig verdickten Corneafacetten (*Co*) erblicken; die vier Semper'schen Zellen bilden eine Art Kappe auf dem Krystallkegel, die ein wenig seitlich eingeschnürt erscheint.

In Fig. 226, die einem Flachschnitt entnommen ist, sehen wir die Cornea (*Co*) von der Fläche; die beiden nächsten Reihen enthalten ebenfalls noch „Semper'sche Kerne“ (*SK*), während die letzte Reihe die vier Krystallkegelmutterzellen (*KKn*) von fünf Einzelaugen enthält, umgeben von ectodermalen Pigmenthüllen.

Unter den vier Semper'schen Zellen liegen nun immer vier Krystallkegelmutterzellen, zu einer ringsabgeschlossenen Gruppe fest vereinigt, deren Kerne nahe der Peripherie liegen und etwas länger sind, als die Semper'schen. (Vergl. Fig. 223—226 *KKn*). Die Krystallkegelmutterzellen zeigen feinkörniges Protoplasma; dicht hinter denselben legt sich der deutlich vierteilige, einem Pyramidenstumpf mit abgerundeten Kanten vergleichbare Krystallkegel an (*KK* I in Fig. 224 und 225). Er besteht aus etwas gelblich aussehender, zart körneliger Substanz. Hinter den Krystallkegeln ist nun ein langer, röhriger Fortsatz entstanden, den wir schon in Fig. 223 erkennen; er ragt hier nach hinten zu aus der Epidermisschicht hervor, reicht bis zur peripheren Aufsenwand der Augenfalte und scheint hier mit den radiär gestellten Zellen der letzteren in festere Verbindung zu treten. Ich konnte in dem aufserordentlich feinen Faden keine Kerne mehr finden, auch nicht in den späteren Stadien (Fig. 225); er ist auch zu dünn, um solche bergen zu können.

Was nun von diesem äufseren Stratum, in den früheren Stadien mit *KK* auf den Tafeln bezeichnet, nicht zu Semper'schen Zellen oder zu Krystallkegelmutterzellen aufgebraucht ist, verwandelt sich zu Pigmentzellen (ectodermales Pigment, *Pg. e*), so dafs die hinteren Fortsätze der Krystallkegel vollständig in Pigmenthüllen eingebettet liegen. (Vergl. besonders Fig. 225, wo man oft schwer die Kerne der Pigmentzellen noch sieht.) Noch zu erwähnen sind die in Fig. 223 und 224 sichtbaren Portionen des Krystallzellenlagers (*KK*), die noch weiter keine, zur Entstehung der Krystallkegel etc. führenden Veränderungen wahrnehmen lassen. Ein Teil dieser Regionen scheint mir überhaupt sich nicht weiter zu entwickeln.

Welche Veränderungen zeigt nun die Augenfalte?

Ihre Aufsenwand (*AW*) in Fig. 223 ist konvex vorgewölbt, von dünnen Bindegewebselementen bedeckt. Ihre Zellen haben längliche, den Krystallkegeln entsprechend reihenweise gestellte Kerne; die hinterste Partie der Aufsenwand (*Rl*) fällt auf durch eine Anzahl besonders grofser, elliptischer Kerne, die wie in einem Band liegend auf dem Schnitt erscheinen. Dieselben zwei Bestandteile der Aufsenwand erkennen wir wieder in Fig. 224, wo sie sich erheblich vergröfsert haben; die peripheren Partien (*AW*) zeigen wieder die strahlige Anordnung der Elemente, scheinen mir auch gesonderte, den Einzelaugen entsprechende Gruppen, aus sechs bis acht Elementen bestehend, zu bilden. Sehr bemer-

kenswert ist aber die mit *Rl* bezeichnete Schicht, die in Fig. 223 als innere, bandartige Schicht der Aufsenwand aufliegt; sie zeigt strahlige Grenzlinien, zwischen welchen lange, schmale, spindelförmige, stark rot gefärbte Körperchen liegen, die auf den ersten Blick an Zellkerne erinnern, aber durch starke Abflachungen und Mangel der Kernkörperchen sich doch erheblich davon unterscheiden. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dafs wir in diesen langen, stabförmigen, abgeflachten Gebilden (*Rm*) die Rhabdome vor uns haben, während die peripheren Schichten der Aufsenwand (*Rl*) die eigentlichen Retinulazellen enthalten. Es entstammen demgemäfs die Retinulazellen mit den für den Sehvorgang wichtigen Stäbchen oder Rhabdomen der primären Augeneinstülpung des Stadiums F, die bis in die ersten Entwicklungsstadien zurückzuverfolgen uns gelungen ist.

Zwischen der Epidermislage und der peripheren Aufsenwand haben sich nun die mesodermalen Pigmentwanderzellen (*Pg. m*) zu einer dicken Lage zusammengefunden. Sie verschmelzen zu einem mehr oder weniger festen Gitterwerk, durch dessen Maschen die Krystallkegel nach innen vordringen, und scheiden so stark Pigment aus, dafs sehr bald dort gar nichts mehr zu erkennen ist. Man vergleiche auch die Pigmentzellen in Fig. 225 (*Pg. m*); unter denselben bemerkt man wieder die Retinulazellen (*Rl*).

Die Innenwand der Augenfalte (*IW*) ist noch deutlich gesondert und auf Früheres zurückführbar in Fig. 223 zu erkennen; in Fig. 224 dagegen sehen wir erhebliche Komplicationen eingetreten. Der Einschnitt der Augenfalte mit den grofsen Ganglienkugeln (*GK*) ist oben gut sichtbar, sonst aber ist die Sache schwer zu entwirren ohne besonders darauf gerichtete Untersuchung. Letztere schien mir vorläufig nicht so brennend notwendig, da sie uns nur über die weiteren Verschmelzungsprozesse den Sehzellen einerseits mit dem Ganglion opticum andrerseits Aufschlufs geben kann; ich beschränke mich daher, festgestellt zu haben, dafs diese Innenwand mit dem Sehganglion (*Go*) in feste Verbindung tritt; letzteres zerfällt, wie aus Fig. 223 und 224 ersichtlich, in eine ganze Menge Lappen und Ballen, die durch Bindegewebe umhüllt werden. In der Mitte ist der centrale Faserballen (*F*) zu erblicken.

Fassen wir nun die Ergebnisse der vorstehenden Erörterungen zusammen:

Das Auge des Flufskrebses setzt sich aus drei wesentlichen Faktoren zusammen. Diese sind:

1. Eine Epidermislage;
2. Eine durch Einstülpung vom Ectoderm ins Innere gelangte Zellmasse (Augenfalte);
3. Eine den Segmentganglien entsprechende Nervenmasse (Ganglion opticum).

Die Epidermislage (Krystallzellenstratum *KK*) ist schon in den frühesten Embryonalperioden im Kopflappenteil erkennbar. Sie hebt sich von der Kugelfläche wie eine Extremität ab, ist anfangs einschichtig, zeigt aber bald mehrere Schichten (vier bis fünf).

Im weiteren Verlauf treten nun eine Anzahl ihrer Elemente immer zu je acht zu einer Gruppe zusammen, die zuletzt zu einem sehr langgestreckten, hinten in einen Faden ausgehenden Gebilde wird. Vier periphere, kleinkernige Zellen von diesen acht kommen in festeren Verband; sie bilden gleichsam die periphere Decke, welche seitlich etwas eingeschnürt ist, und liefern die cuticularen Corneafacetten. Es sind dies die „Semper'schen Zellen".

Die vier übrigen der achtzelligen Gruppe sind die Krystallkegelmutterzellen; sie erzeugen im peripheren Abschnitt den aus vier Teilen bestehenden Krystallkegel, während ihre inneren Fortsätze weiter nach innen vordringen, um zuletzt mit Portionen der Augenfalte in feste Verbindung zu treten. Die übrigen Zellen der Epidermisschicht werden zu Pigmenthüllen der Einzelaugen.

Der oben als Augenfalte bezeichnete Abschnitt erscheint in frühen Stadien als grofszellige, flache Grube in den Kopflappen, stülpt sich im Naupliusstadium tief ein und wird im folgenden Stadium (G) als ein solider Zellhaufen abgeschnürt. Dieser entwickelt sich bald zu einer nach aufsen und oben offenen Falte. Wir unterscheiden eine Aufsen- und eine Innenwand dieser Augenfalte. Anfangs einschichtig und vorzugsweise aus grofskernigen Ganglienkugeln bestehend, entwickelt sie sich bald zu zwei kompakten und komplizierten Ballen, die zwischen sich noch lange die Augenfalte zeigen. Der periphere Ballen — Aufsenwand — tritt mit den Fortsätzen der Krystallkegel in festen Zusammenhang; seine Elemente stellen sich radiär, gruppieren sich zu je sechs bis acht und werden zu Retinulazellen, welche nach innen zu die Stäbchenschicht, Rhabdome liefern. Der innere Ballen (Innenwand) tritt bald mit dem äufseren und mit dem Sehganglion in innigen Zusammenhang, Hand in Hand mit innerlich fortschreitender Komplikation.

Der dritte Faktor bei der Augenentwicklung ist das Ganglion opticum. Es entsteht im Naupliusstadium als Ectodermverdickung im Augensegment, in unmittelbarer Berührung mit dem Gehirn und der Einstülpung, macht denselben Entwicklungsgang durch wie alle Segmentganglien und zeigt ähnliche morphologische und histologische Differenzierungen; wir können drei Portionen unterscheiden, von denen die zwei distalen den Seitensträngen, die proximale einer Mittelstranghälfte der Segmentganglien als homolog zu deuten sind. Abgesehen von einwanderndem Bindegewebe, was hier die gleiche Rolle als Perineurium spielt, wie in dem Centralnervensystem, dringen zwischen Epidermislage und Augenfalte Mesoderm-

elemente ein, die sich zu einer gegitterten Masse vereinigen und sehr stark Pigment absondern.

Die weiteren histogenetischen Vorgänge finden im ausgeschlüpften Tier statt und müssen dort näher untersucht werden.

Litteraturangaben und Vergleiche.

Bobretzky hat sehr eingehende Beobachtungen über Augenentwicklung der Krebse (*Astacus* und *Palaemon,* Nr. 7 und 8) mitgeteilt. Nach ihm setzt sich das Auge aus zwei Teilen zusammen: Epidermisschicht („dioptrischer Kreis") und Abschnitt des Oberschlundganglions. Die Augenfalte beschreibt er als Teil des letzteren. Bobretzky betrachtet also das Sehganglion als Gehirnportion. Es wäre dies zunächst nur eine Verschiedenheit in der Anschauungsform; ich konnte mich indessen aus mehreren, oben mitgeteilten Gründen nicht entschliefsen, mich dieser Ansicht anzuschliefsen. Die ersten von mir beschriebenen Stadien hat Bobretyky nicht gesehen. Die Epidermisschicht (Krystallzellenlager) beschreibt er als zwei bis drei Schichten mächtig, während sie nach meinen Beobachtungen bis zu fünf Schichten enthält. Die einwandernden, mesodermalen Pigmentzellen zeichnet Bobretzky ähnlich wie ich. Die äufsere Lage der Epidermisschicht soll nach Bobretzky, wenn ich ihn richtig verstehe, die Krystallkegel und die Semper'schen Kerne liefern; die Krystallkegel sollen sich als cuticulare Differenzierungen von vier Zellen entwickelt haben, deren Kerne an der Aufsenseite liegen. Es scheint also, dafs er die acht die Aufsenteile der Augen liefernden Zellen gesehen hat, und dafs er auch der Meinung ist, die Semper'schen Kerne gäben den Corneafacetten den Ursprung.

Bobretzky's Darstellungen in l. c. Taf. III, Fig. 27—30 zeigen ähnliche Verhältnisse, wie die von mir gegebenen. Jedenfalls hat er die primäre Augeneinstülpung nicht gesehen, während die sekundäre Augenfalte gezeichnet ist; auch die von mir als Retinula- und Rhabdomschichten beschriebenen finde ich in seinen Zeichnungen, weifs aber nicht, wie er sie deutet. Weniger gut vermag ich seine Zeichnungen, welche die Augen von *Palaemon* betreffen, mit den meinigen in Einklang zu bringen.

Dohrn's Schilderung der Entwicklung des Auges von *Palinurus* (Nr. 46, pag. 264) scheint mir, soweit ich sie ohne Abbildungen verstehen kann, nicht im Widerspruch mit den von mir mitgeteilten Thatsachen zu stehen. Dohrn hat keine Schnitte untersucht. Claparède (Nr. 41) läfst aus den Semper'schen Kernen die Krystallkegel ihren Ursprung nehmen.

Mit Weismann's Darstellung (Nr. 48, pag. 280 ff.) von der Entwicklung der Augen bei den Insekten steht meine in wichtigen Punkten nicht im Einklang, insofern er Hornhaut, Krystallkegel und Sehstab aus dem Hypodermislager ableitet. Ich kann mich nicht, besonders bei Berücksichtigung der Verhältnisse, wie sie meine Fig. 223 und 224 darstellen, zu seiner Meinung bekehren. Hier sehen wir deutlich, wie die hinteren, schmalen Fortsätze der Krystallkegel durch die mesodermale Pigmentschicht hindurch dringen; ich glaube auch, dafs bei der aufserordentlich weit vorgeschrittenen Entwicklung der Augen die Rhabdome unmöglich so klein sein können, dafs sie in den schmalen Fortsätzen der Kegel innerhalb der Epidermis sich entwickeln können. Und müssten wir nicht die sieben oder acht Kerne der Retinula bei den unverhältnismäfsig grofsen Dimensionen der embryonalen Kerne des Flufskrebses in der Hypodermis auffinden? Dies ist also, abgesehen von meinen direkten Angaben, nicht in Einklang mit Weismann's Anschauung zu bringen. Nach Weismann gehören die Semper'schen Kerne einer Zelle an; dies ist für *Astacus* nicht der Fall (Fig. 226). Wie Claparède, so läfst auch Weismann die Krystallkegel aus den Semper'schen Zellen entstehen; diese sind aber, wie Bobretzky's und meine Zeichnungen ausweisen, scharf von den eigentlichen Krystallkegelmutterzellen getrennt. Der gleichen Ansicht wie Weismann ist auch Carrière (Nr. 49). Er scheint zunächst auch die Semper'schen Kerne als zu den Krystallkegeln gehörige Gebilde zu deuten. Seine Angaben beziehen sich auf die Entwicklung der Augen bei Puppen von *Hyponomeuta, Bombyx, Pollistes, Vespa* und Ameisen.

Der Hauptunterschied in den beiden entgegenstehenden Anschauungen liegt nun darin, dafs nach Weismann und Carrière die lichtperzipierenden Apparate aus dem dicken Hypodermisstratum entstehen, welches aufserdem noch Semper'sche Kerne, Krystallkegelmutterzellen und Pigmentzellen liefert, während nach meinen Befunden die lichtperzipierenden Teile zwar auch von der Hypodermis stammen, aber frühzeitig sich in die Tiefe (durch Einstülpung) begeben, zwischen Ganglion opticum und Hypodermis sich einschieben und nunmehr mit dem Krystallkegel eine sekundäre Verbindung eingehen. Was noch für meine Ansicht geltend zu machen wäre, ist das Auffinden des Retinulastratums (*Rl*) die Gruppierung der Elemente in demselben zu sechs bis acht und die Unwahrscheinlichkeit, dafs diese wichtige Schicht geringere Dimensionen haben soll, während doch gerade die lichtperzipierenden Schichten in den Embryonalstadien anderer Tiere so mächtige Entfaltung zeigen. Ich will bemerken, dafs ich mir auch die Hummeraugen auf ihre Entwicklung angesehen habe, bin aber auch durch sie nicht zu anderer Meinung gelangt. Wenn nun auch für einige Fälle die Abkunft der Retinulaelemente aus echter Hypodermis beobachtet

ist (Nr. 50, pag. 158), so ist doch festzuhalten, dafs in vielen Fällen bei Spinnen und Insekten zwar einzelne Teile der Augen immer aus der Hypodermis abzuleiten sind, die Retina aber aufser aller Continuität mit ihr gefunden wurde.

In einem Punkt könnte ich mich möglicher Weise getäuscht haben, was ich hier ausdrücklich hervorheben will. Es könnte nämlich das von mir als Rhabdomschicht (*Rm*) Fig. 224 gedeutete Stratum eine Nervenfaserschicht sein, dann würde ich aber annehmen müssen, dafs die Stäbchen innerhalb der von mir als Retinulaschicht bezeichneten Lage später entstehen würden. Meine oben auseinandergesetzte Auffassung würde aber dadurch im wesentlichen nicht alteriert werden, insofern dann die Stäbchen nur in einem etwas weiter nach aufsen gelegenen Teil der Aufsenwand der Augenfalte ihren Ursprung nehmen würden.

Schliesslich will ich noch hinweisen auf die wichtige Analogie in der Entwicklung der Krebsaugen nach meiner Deutung und der der Wirbeltiere. Wie bei den Wirbeltieren, so steht auch hier der lichtperzipierende Apparat in näherer Beziehung zum Centralnervensystem; selbst eine Einstülpung ist bei der Entstehung der Augen in beiden Tiergruppen beteiligt, während das Integument in beiden Fällen die lichtbrechenden Teile liefert; auch hinsichtlich der Rolle, die das das Pigment liefernde Mesoderm spielt, sind Analogien nicht zu verkennen.

b. Das Gehörorgan.

Die ersten Spuren des bekanntlich als Ectodermeinstülpung auftretenden Hörbläschens bemerke ich in dem Embryo mit angelegten Abdominalfüfsen (Taf. IV, Fig. 12). An den ersten Gliedern der Antennulae sieht man bei geeigneter Einstellung an der Anordnung der Zellen die beginnende Einstülpung.

Auf dem Querschnitt durch das fragliche Stadium (Taf. XIII, Fig. 203) ist an der hier nach unten gerichteten, also dorsalen Seite des ersten Fühlers die Einstülpung des Hörsäckchens sehr deutlich ausgeprägt (*HS*); das dem Ectoderm entstammende Sinnesepithel, welches aller Wahrscheinlichkeit nach die Hörleisten zu liefern bestimmt ist, zeichnet sich durch mehrschichtige, parallelgestellte Zellenlagen mit langelliptischen Kernen aus. In der folgenden Fig. 204 erscheint das Hörsäckchen auf dem Schnitt mit einem Lumen (*HS*); das mehrschichtige Sinnesepithel ist nach oben gerichtet. Mit stärkeren Vergröfserungen erkennt man, dafs die Anordnung der Zellen, ähnlich wie die Hörzellen der Hörleiste im ausgebildeten Tier ist.

Aus späteren Stadien sind noch die Figuren 220 und 221 auf Taf. XIV bezüglich des Hörorgans zu vergleichen. Die letztere zeigt den engen Einstülpungsspalt, die erstere das

Hörsäckchen mit den relativ grofsen Sinneszellen, deren regelmäfsige Anordnung sofort in die Augen fällt (*HS*). Es beginnt bereits sich mit Bindegewebe zu umgeben. Mit dem Hörsäckchen steht der Hörnerv in Verbindung, der aus dem Gehirn austritt, in Bindegewebe gehüllt ist, und sich an der Innenwand des Säckchens verbreitet.

Die Fig. 204 zeigt, wie das Hörsäckchen (*HS*) schon sehr früh in unmittelbarem Zusammenhang mit dem Gehirn steht, so dafs auch hier eine primäre Verbindung bei den Organen zu bestehen scheint, welche sich allmählich zum Hörnerv differenziert. Ein Herausknospen der Hörnerven aus dem Gehirn konnte von mir in den zahlreichen Übergangsstadien nirgends bemerkt werden. Von Otolithen konnte ich nichts entdecken.

Hervorzuheben ist auch hier wieder die tiefe, embryonale Entwicklungsstufe, auf der das Hörorgan des ausgeschlüpften Embryos steht. Nicht nur die geringe histologische Differenzierung, sondern auch der gänzliche Mangel der Hörborsten lassen schliefsen, dafs Gehörperceptionen noch nicht stattfinden können. Also auch diese Verhältnisse rechtfertigen die Bezeichnung des ausgeschlüpften Tieres als Larve.

4. Die Kiemen.

Die zeitliche Entstehung der Kiemen und die örtlichen Verhältnisse sind von Rathke (Nr. 1, pag. 43 u. a.) genau behandelt. Ich vermag dem nichts Erhebliches zuzufügen und verweise auf die beigegebene Figur (Taf. IV a, Fig. 14).

Auf den Schnitten Taf. XIII, Fig. 211, 212, 214, 215, 216 sind sie mit *Ki* bezeichnet und erscheinen als einfache Ausstülpungen des Ectoderms, an denen sich die Fäden zunächst als kleine, sekundäre, wärzchenartige Erhebungen zeigen, die ebenfalls solche Ausstülpungen darstellen. Sie wurden schon bei der Entwicklung der Haut erwähnt. Die Höhlungen der Kiemen sind mit Bindegewebe durchzogen und mit Blutkörperchen gefüllt.

Auf Taf. XIV, Fig. 230 ist ein kleines Stück eines Kiemenfadens, der einem reifen Embryo entnommen ist, abgebildet. Ähnlich wie in der äufseren Haut (Fig. 229), finden wir auch hier Stützpfeiler durch den Hohlraum ziehen; in diesen Hohlräumen zirkuliert bereits die Blutflüssigkeit, in welcher Blutkörperchen (*B*) und die nährdotterhaltigen Wanderzellen (*WZ*) schwimmen.

5. Die grüne Drüse.

Der Embryo mit angelegten Gehfüfsen (Stadium H, Taf. III, Fig. 11; Taf. III, Fig. 11 a, *g. D*) läfst die erste Spur der grünen Drüse im Basalglied der zweiten Antenne

von aufsen erkennen. Man bemerkt eine kreisförmige Anordnung von Zellen und bei tieferer Einstellung sieht man auch bereits ein eingestülptes Säckchen. Im Stadium J, Taf. IV, Fig. 12 ist beides viel deutlicher geworden. Auf den Querschnitten dagegen ist die Anlage der Antennendrüse schon in Stadium G sichtbar. In Fig. 125 und 126 erscheint sie als eben angelegtes Ectodermzäpfchen (*g. D*); ein Lumen ist noch nicht vorhanden, aber an der Stellung der Zellen ist zu sehen, dafs bald aus dem soliden Zäpfchen ein Säckchen werden wird. Man kann also behaupten, die grüne Drüse nimmt ihren Ursprung am Basalglied der zweiten Antenne als eine Ectodermeinstülpung. Die Einstülpungsöffnung gibt die definitive Ausmündung der Drüse.

Das blinde Ende des Säckchens wächst zuerst nach vorn zu, denn wir treffen auf den Querschnitten des folgenden Stadiums H auf dem vorderen Schnitt Taf. XI, Fig. 155 das angeschnittene Drüsensäckchen (*g. D*). Der folgende Schnitt Fig. 156 läfst bereits ein deutliches Lumen in der Drüse erkennen und zeigt zugleich, dafs das Säckchen nicht gerade gestreckt nach vorn zieht, sodern bereits sanfte Bogenwindungen macht. In Fig. 157 läfst sich bereits der Ausführgang (*g. DA*) von dem eigentlichen Drüsengewebe unterscheiden, und in Fig. 158 ist die Ausmündungsöffnung auf der linken Seite getroffen (*g. DM*). Bemerkenswert ist der enge Zusammenhang der Drüsenanlage mit dem Ectoderm, und der Umstand, dafs noch keinerlei Mesodermelemente mit der Drüse in Verbindung getreten sind. Nur in Fig. 156 scheinen sich eben einige Bindegewebselemente zu nähern.

Im Stadium J, Taf. XII, Fig. 177—179 beginnt die Umwachsung der ectodermalen Drüsenzellen mit mesodermalen Bindegewebszellen Fortschritte zu machen. Im Stadium K, Taf. XIII, Fig. 205 erscheint die grüne Drüse bereits vielfach gewunden; wir sehen den Drüsenschlauch auf Längs- und Querschnitten; alle seine Teile sind bereits mit sehr platten Bindegewebselementen umhüllt. Auf dem Schnitt Fig. 220 (*g. D*) ist der vorderste Drüsenschlauch schief angeschnitten.

Weitergehende histologische Veränderungen konnte ich noch nicht wahrnehmen.

6. Der Hinterdarm.

Wie bereits im ersten Teil dargethan, ist der Hinterdarm in seiner ganzen Ausdehnung ein Derivat des Ectoderms. Er nimmt seinen Ursprung vor der Schlufsstelle des Urmundes, mit dem er also nichts zu schaffen hat (Taf. II a, Fig. 7 a, *A*). Anfangs scheinbar mitten in der Thorakoabdominalanlage gelegen (vergl. Taf. III, Fig. 8 und 9), rückt der After durch

Wachstumsprozesse, welche von der Knospungszone ausgehen, erst in die Furcalbucht des Telsons und endlich auf die Ventralseite des Abdomens, wo er bereits im Stadium G in Fig. 10 angelangt ist. Im Stadium H, Fig. 11 schimmert der Hinterdarm leicht der ganzen Länge nach durch das Abdomen; an der Umbiegungsstelle ist sein Lumen besonders deutlich. Auch im Stadium J, Fig. 12 ist er von der Fläche gut zu erkennen; an der Bruchstelle der Fig. 12 ist sein Querschnitt zu sehen.

Auf Schnitten erscheint die erste Anlage des Hinterdarms als leichtes Grübchen Taf. VIII, Fig. 63 *A* im Stadium E. Im Naupliusstadium F ist er schon deutlicher zu unterscheiden (Taf. VIII, Fig. 66; Taf. IX, Fig. 71—74, 99—101 *HD.*) Entgegen meiner früheren Ansicht (Nr. 4) bin ich nunmehr zu der Überzeugung gelangt, dafs er blind endigt; die Kommunikation mit dem Mitteldarmsäckchen ist selbst bei dem zum Ausschlüpfen reifen Embryo noch nicht vorhanden, so dafs also hier ein Verhältnis vorliegt wie bei Insekten (Hymenopteren u. a.).

Im Stadium G, Taf. X zeigen die Schnitte Fig. 110, 137, 138, 141, 142, 143 *HD* nichts, was besonders hervorzuheben wäre. Frühzeitig umgibt sich der Hinterdarm mit Bindegewebe; seine Zellen erscheinen auf dem Querschnitt einfach radiär gestellt; sein Lumen ist anfangs cylindrisch.

Ähnlich ist es in Stadium H, Taf. XI, Fig. 160—162, 168, 169 und 171 *HD,* nur beginnen jetzt die Wände des Hinterdarms sich zu falten, so dafs das Lumen auf dem Querschnitt nicht mehr überall kreisförmig ist, sondern länglich wird und Aussackungen zeigt; er wird im Innern kanelliert. Dies hat übrigens schon im vorhergehenden Stadium begonnen. Im Stadium J (Taf. XII, Fig. 190 und 192 *HD*) ist das geschilderte Verhalten unverändert geblieben; die Querschnitte des Hinterdarms, dem Stadium K entnommen, Taf. XIII, Fig. 208—216 *HD* lassen diese Kanellierung deutlicher erkennen. Sechs Längswülste durchziehen den Hinterdarm und geben dem Lumen die charakteristische Gestalt. Beim reifen Embryo, Taf. XIV, Fig. 217, ist der Hinterdarm immer noch vom Mitteldarm geschieden, obwohl das Endstück des letzteren bereits sehr gut auf den ersteren pafst; an der Anfangsstelle ist der Hinterdarm etwas aufgewulstet, ein Verhalten, was auch beim ausgewachsenen Krebs beobachtet ist. Was aber bemerkenswert ist — der Hinterdarm erscheint deutlich segmentiert; entsprechend den hinteren Segmenten zerfällt er in sieben Abschnitte, die durch tiefe Einschnürungen von einander getrennt sind. Selbstverständlich forschte ich, nachdem ich dies gesehen, nach Dissepimenten, habe aber nichts dergleichen gefunden. Ob diese Segmentierung des Hinterdarms nun ein Erbstück der Annelidenvorfahren

darstellt, oder ob sie lediglich die Folge der segmentweise angeordneten Muskulatur ist, oder beides, wollen wir nicht näher erörtern.

7. Der Vorderdarm.

Wie bekannt, stellt auch der Vorderdarm eine Ectodermeinstülpung dar, die aber bedeutende Dimensionen annimmt und wesentlichen Formkomplikationen unterworfen ist.

Seine erste Spur fanden wir im Embryo Stadium E, Taf. II, Fig. 7 *Lb,* wo die Stellung der Zellen in der Mitte die Lippe und die Vorderdarmanlage markiert. In den folgenden Stadien wird die Anlage deutlicher; die Oberlippe nimmt die in Fig. 8—12 *Lb* gezeichneten Formen an. Auf dem Schnitt Taf. VIII, Fig. 57 ist die Vorderdarmanlage (*VD*) als solides Ectodermzäpfchen dargestellt. In Fig. 66 (*VD*) beginnt bereits die leichte Einstülpung sichtbar zu werden; ebenso Taf. IX, Fig. 72, 73, 74 und 85.

Im Stadium G, Taf. X beginnen schon bemerkenswerte Formverhältnisse sich auszuprägen. In Fig. 109 und 110 (*VD*) sind die Längsschnitte gezeichnet; die Einstülpung ist schräg nach vorn zu gerichtet und wird am tieferen Teil allmählich breiter; aufserdem legt sich eine dicke Lage Mesodermzellen an die vordere Wand, welche untereinander bereits festeren Zusammenhang gewonnen haben.

Die Querschnitte Fig. 122—125 zeigen ebenfalls die Verbreiterung, in Fig. 124 ist das charakteristisch geformte Lumen mit den zwei sanften, ventralen Ausbuchtungen zu erkennen; diese letzteren werden zu den Gastrolithensäckchen.

Der Längsschnitt Fig. 171 aus dem Stadium H, Taf. XI zeigt den Vorderdarm nunmehr etwas nach hinten gerichtet; sein dorsaler Teil stöfst zwar dicht auf das Mitteldarmsäckchen, doch ist noch kein Durchbruch erfolgt.

Die Querschnitte Fig. 153—158 lassen nichts Besonderes beobachten. Die ventralen Ausbuchtungen, also die Anlagen des Gastrolithensäckchens, sind etwas deutlicher geworden.

Im Stadium J, Taf. XII, Fig. 177—180 und 192 sind am Vorderdarm die vorderen und hinteren Magenmuskeln (*Mu.* M_1 und $_2$) bereits angelegt. In Fig. 177 ist die vordere Wand des Vorderdarms getroffen, deren regelmäfsige Zellenanordnung bemerkenswert ist. Feine Bindegewebshüllen legen sich überall an. Auf den Querschnitten des Stadiums K, Taf. XIII sind mancherlei weitere Differenzierungen nachzuweisen. Fig. 202 zeigt die beiden vorderen Magenmuskeln (*Mu.* M_1), deren Ansatzsstellen in Fig. 203 kenntlich sind; dieser Schnitt läfst auch die grofsen Gastrolithentaschen (*Gl. T*), den mittleren (*m. z*) und die zwei seitlichen Magenzähne (*s. z*) deutlich erkennen; ebenso die beiden hinteren Magenmuskeln (*Mu.* M_2).

Die Magenmuskeln sind ihrer Hauptmasse nach auf Schnitt Fig. 204 (*Mu. M_2*) enthalten, auf welchem wir aufserdem die Gastrolithentaschen (*Gl. T*) und einen Teil des mittleren Zahnes erblicken; die zarten Muskelzüge zwischen den Gastrolithentaschen dürften als Cardiopyloricalmuskeln zu deuten sein. Die Schnitte Fig. 206 und 207 zeigen Querschnitte durch den Pylorusteil des Magens; im ersteren erblickt man die Anlagen der Pylorusklappen (*p. K*), während der letztere die auch für den ausgewachsenen Krebs charakteristische Form des Pylorusquerschnittes deutlich erkennen läfst. Hier trennt nur noch eine sehr dünne Zellenlage den Vorderdarm von dem Mitteldarmsäckchen. Im folgenden Stadium, Fig. 217, Taf. XIV ist der Durchbruch erfolgt. Diese Figur enthält die Cardiopyloricalklappen (*c. p. K*) im Cardialteil des Magens, den Anschnitt des Mittelzahns (*m. z*) und im Pylorusteil ragen die Pyloricalklappen (*p. K*) weit in das Lumen. Aufserdem sieht man die vorderen und hinteren Magenmuskeln (*Mu. M_1* und *$_2$*).

Der Querschnitt Taf. XIV, Fig. 218 beweist, dafs der Krebs zwei vollständig ausgebildete Magensteine (*Gl*) aus dem Ei mitbringt, welche im wesentlichen hinsichtlich der Form mit denen ausgewachsener Tiere übereinstimmen; sie sind auf der distalen Fläche stark konvex, auf der medialen etwas konkav, und lassen deutlich die Anordnung in Schichten erkennen. Der Schnitt trifft gerade die Einmündungsstelle des Gastrolithensäckchens.

Dritter Abschnitt.

Über die Derivate des inneren Keimblattes.

Der Mitteldarm und die Leber.

Im ersten Teil stellten wir fest, dafs der gesamte Entodermkeim eine kreisförmige Scheibe im hinteren Abschnitt der Embryonalanlage darstellt, die sich in den Nährdotter einsenkt; es entsteht im Dotter daraus ein geschlossenes Säckchen, dessen Lumen dem Mitteldarm und seinen Anhängen angehört, während die das Säckchen bildenden Elemente eigentlich das Darmdrüsenblatt darstellen. (Vergl. Taf. VII, Fig. 34—40 und Fig. 46—53; desgl. Taf. VIII, Fig. 56—67.) Diese Entodermzellen beginnen alsbald den Dotter, der in Form von kugligen Ballen von verschiedenem Durchmesser, untermischt mit Fett- und Oeltröpfchen, das Säckchen

rings umgibt, nach Art fressender Amöben, aufzunehmen. In Stadium D hat dieser oben pag. 23 ff. genau geschilderte Prozefs (Taf. VII, Fig. 41) bereits begonnen; wir erblicken überall einzelne Dotterballen im Innern der Entodermelemente. Besonders sind es aber die dorsalen, auf beigegebenen Tafeln überall nach unten gezeichneten Partien des Mitteldarmkeims, die am regsten den Dotter aufzehren; dann folgen die vorderen und hinteren Regionen; am wenigsten scheinen die dorsal gelegenen aufzunehmen. Das Lumen des Säckchens füllt sich mit einer äufserst feinkörnigen Substanz, die wir als Serum (*S*) bezeichneten; ich glaube annehmen zu dürfen, dafs dies Serum Eiweifsstoffe enthält, die durch die dorsalgelegenen, Dotter verzehrenden Entodermelemente gelöst oder leichter assimilierbar gemacht und ausgeschieden wurden; so können nun die ventralen Partien leichter sich ernähren und Material gewinnen zur Produktion der zahlreichen sekundären Mesodermelemente. Wie wir bereits erwähnten, nehmen die Entodermzellen, und besonders die dorsalen vorderen und hinteren, den ganzen Dotter in sich auf, wobei ihr Protoplasma mit dem Kern nach der Peripherie drängt. Anfangs erkennt man noch in den Entodermzellen die Dotterelemente als Kugeln, Oeltröpfchen etc., wie auf Taf. VIII und IX zu ersehen; allmählich aber verschmelzen die Ballen miteinander zu anscheinend homogenen Massen, die nur mit Oeltröpfchen durchsetzt erscheinen. Im Stadium G, Taf. X sind hier und da noch Ballen zu erkennen; in den folgenden Stadien ist dies nicht mehr der Fall. Bemerkenswert erscheint, dafs schliefslich das gesamte Entodermprotoplasma mit den grofsen, zahlreichen und vielgestaltigen Kernen ganz in die Peripherie des Mitteldarmsäckchens wandert (in Fig. 146, Taf. X ist der Übergang dargestellt), so dafs man später keine Spur mehr im Innern findet. Der gesamte Dotter bildet alsdann pyramidenförmige Stücke, die mit ihrer Basis, wo sich Protoplasma und Kerne befinden, nach aufsen, mit ihrer Spitze aber nach dem Centrum gerichtet sind. Wir wollen diese Bildungen als „sekundäre Dotterpyramiden“ (*DP* II) bezeichnen, in Analogie mit den Gebilden am Schlufs der Furchung, die ich „primäre Dotterpyramiden“ nannte. (Vergl. Taf. IV^{b}, Fig. 15—18 *DP* I.)

Diese sekundären Dotterpyramiden sind nun anfangs nicht sehr zierlich, sondern stellen vielkantige, unregelmäfsige Massen dar, die aber immer zu einer Zelle zu gehören scheinen (Taf. X, Fig. 146 *DP* II). Bemerkenswert sind die geradlinigen Umgrenzungen der Dotterpyramiden; solche sind selbst in der Tiefe anzutreffen (Fig. 146). Man wird wohl kaum fehlgehen, wenn man diese Formverhältnisse als durch Druck veranlafst betrachtet. An vielen Stellen greift das Protoplasma weit nach dem Centrum hin vor und schmiegt sich der Form der Pyramide an; selbst die Kerne erleiden durch Druck — wie es wenigstens den

Anschein hat — mannigfache Veränderungen der Form. Die Kerne fallen auf durch ihre abnorme Gröfse, durch die gröfsere Zahl Kernkörperchen (nicht selten sieben bis zehn) und durch abenteuerliche Formen auch da, wo kein Druck anzunehmen ist. Die Kerne sind zwar meist oval; aber auch kuglige, nierenförmige, maulbeerartige sind keineswegs selten.

Ist endlich der gesamte Dotter aufgenommen, was im Stadium H (Taf. XI, Fig. 171) der Fall ist, so nehmen die sekundären Pyramiden zierlichere Formverhältnisse an; die Spitzen erscheinen abgerundet; die kleinsten Pyramiden stehen in der Nähe des Hinterdarms, die gröfsten haben dorsale Lage. Das mit Serum (*S*) ausgefüllte Lumen *MD* stöfst unmittelbar auf das blinde Ende des Hinterdarms. Die zu jeder Pyramide gehörige Protoplasmaanhäufung liegt dicht an der Peripherie. Die grofsen Entodermzellen bilden also jetzt ein geschlossenes Säckchen, welches an dem blinden Ende des Hinterdarms angehängt ist; die Zellen beider Teile stehen schon so angeordnet, dafs man den späteren Zusammenhang deutlich erkennt; an dieser Stelle sind auch die Entodermelemente nicht wesentlich von denen des Hinterdarms verschieden. Nicht weit davon aber werden sie beträchtlich gröfser, und enthalten die grofsen Kerne verschiedener Gestalt. An jeder dieser Entodermzellen hängt nun eine Dotterpyramide mit der Spitze dem Lumen zugekehrt. (Vergl. Taf. X, Fig. 141, 142, 144, 146, und Taf. XI, Fig. 168—171 *DP* II.)

Es ist mir unmöglich gewesen, irgend ein Moment ausfindig zu machen, was die Entstehung dieser rätselhaften Dotterpyramiden etwas erklärlicher erscheinen liefse. Früher glaubte ich äufserst feine Protoplasmaüberzüge um die ganze Pyramide gesehen zu haben. Dies erwies sich aber als Irrtum. Vielleicht haben wir es hier mit einem nochmaligen Furchungsprozefs des Nährdotters zu thun, ähnlich wie bei den primären Pyramiden, wo dieser Prozefs Hand in Hand zu gehen scheint mit der eigentlichen Furchung. Den Beginn dürften hier die Entodermelemente einleiten durch die Aufnahme der Dotterballen; später jedoch — wann sich das Protoplasma ganz an die Peripherie zurückgezogen hat, — ist schwer zu sagen, was die Dottermassen veranlafst, solche Pyramiden zu bilden. Wir müfsten gerade dem peripheren, weitab gelegenen Protoplasma eine richtende Wirkung auf die Pyramidenspitzen vindizieren. Keinesfalls können wir die Existenz der Pyramiden von dem Härtungsprozefs ableiten; denn wenn bei der Erwärmung oder der Erhärtung der Dotter auch koaguliert, warum gerade in solchen Pyramiden? Und warum soll die Anzahl dieser Pyramiden der der Entodermzellen gleich sein?

Wollen wir aber dem Nährdotter einen selbständigen Furchungsprozefs zuschreiben, so geraten wir in neue Schwierigkeiten. Wir sind gewöhnt, ihm eine passive Rolle und nur

dem Protoplasma Aktivität vindizieren. Furcht er sich nun aktiv, so müssen wir ihn ganz anders auffassen. Dies aber einmal angenommen, so ist wieder nicht einzusehen, warum die Zahl der Pyramiden der Zahl der Entodermelemente entsprechen soll.[1]) Jedenfalls also hängt die Bildung dieser sekundären Dotterpyramiden von der Thätigkeit und der Wirkung der Entodermzellen ab; ja man kann wohl beide Gebilde als zusammengehörig betrachten.

Von Stadium H an ist hinter dem Hinterdarm eine aus grofsen Cylinderzellen bestehende Platte des Entoderms (Taf. XI, Fig. 171 *Ent. P*) deutlich zu erkennen, die mit den dotterhaltigen Zellen zusammenhängt (Taf. XI, Fig. 168—170 bei *Z*). Diese Entodermplatte ist auch schon in Stadium G, Fig. 144 *Ent. P* wahrzunehmen. Wir werden dieselbe weiter verfolgen und sehen, dafs sie die Anlage von Leberlappen darstellt.

Was haben nun die Dotterpyramiden für ein weiteres Schicksal und wie verändert sich der nunmehr annähernd kuglige, nur an der ventralen Partie abgeplattete Mitteldarm? Zunächst müssen wir konstatieren, dafs schon in Stadium H, Fig. 171 das Serum an Masse erheblich zugenommen hat; nicht nur schliefst der Mitteldarm solche serumartige Substanz ein, sondern auch die aufserhalb desselben befindlichen, der Embryonalanlage zugewandten Partien sind mit Serum erfüllt, in welchem zahlreiche mesodermale Wanderzellen sich umhertreiben. Wir können diese letztere Serummasse wohl als Blutflüssigkeit, als Blutplasma deuten, die sich auf Kosten des früher den ganzen Embryo ausfüllenden Dotters gebildet hat. Man vergleiche auch Fig. 168, wo ebenfalls bedeutende Serumanhäufungen sich finden. Diese Plasmamasse nimmt nun in den folgenden Stadien bedeutend zu.

Im Stadium J sehen wir auf dem Querschnitt Taf. XII, Fig. 172 *Ent.* die Grundflächen der vorderen Dotterpyramiden, zum Teil noch mit Protoplasma versehen, quer getroffen; wir erkennen vier- und fünfseitige; auch sechsseitige sind nicht selten. Die Entodermelemente mit ihren grofsen Kernen (*EK*) fallen deutlich in die Augen; der Dotter selbst ist nicht mehr aus Ballen zusammengesetzt, zeigt aber noch die gruppenweise stehenden Oeltröpfchen. Charakteristisch ist die dorsoventral zusammengedrückte Form der Mitteldarmanlage und auffallend ist die Zunahme des Blutserums (*S*).

Die folgenden Zeichnungen dieser Tafel enthalten nur Bruchstücke des Mitteldarms, aus denen aber mit genügender Deutlichkeit sein Verhalten hervorgehen dürfte. Wo, wie in

[1]) Diese Schwierigkeit ist auch hervorzuheben gegenüber der Ansicht, dafs der Nährdotter bei der Furchung sich sekundär segmentiere. Denn wir sahen ja auch am Ende der Furchung, dafs die Zahl der primären Dotterpyramiden der Zahl der Blastodermzellen gleich ist.

Fig. 173—175, einige der Pyramidenquerschnitte (*DP* II) keine zugehörigen Entodermelemente zeigen, erklärt sich dies einfach dadurch, dafs der Schnitt vor oder hinter denselben vorbei ging. Selbstverständlich haben die tieferen Lagen nicht diese Entodermelemente; denn hier werden eben die Pyramiden nicht an ihrer Basis getroffen, wo ja allein die Entodermzellen liegen. Die oben schon erwähnte Entodermplatte im hinteren Abschnitt ist in Fig. 190—193 *Ent. P* gezeichnet. In Fig. 190 und 191, welche Querschnitte darstellen, ist die Platte vom Nährdotter weit abgehoben. Die Dotterpyramiden scheinen hier bereits in ihrem Zusammenhang gelockert; sie werden verdaut und in Serum oder Blutplasma (*S*) umgewandelt, welches auf allen Schnitten des fraglichen Stadiums ganz erheblich vermehrt erscheint. Die Entodermplatte beginnt nun an den seitlichen Rändern sich umzuschlagen (Fig. 190 *Le*); hier haben wir die ersten Spuren von Leberschläuchen, die im nächsten Stadium bedeutend vermehrt auftreten. Auch die beiden Längsschnitte Fig. 192 und 193 zeigen Partien der Entodermplatte (*Ent. P*), die sich jetzt weit vom Dotter abhebt. Besonders bemerkenswert ist Fig. 192, die das Abnehmen des Dotters und das Wachstum der übrigen Körperteile in Verbindung mit einer bedeutenden Vermehrung des Serums gut veranschaulicht.

Vom Stadium H an beginnen Mesodermelemente sich dicht dem Mitteldarm anzulegen und ihn allmählich zu umwachsen. Diese Bindegewebsbestandteile etc. zeichnen sich aus durch ihre äufserst geringe Mächtigkeit und sind auf allen Figuren (147—192) mit *Bi* bezeichnet; sie liefern indessen wahrscheinlich auch Darmmuskulatur. Im Stadium J ist die Umwachsung in den hinteren Partien beinahe beendigt.

Betrachten wir nun das Verhalten des Mitteldarms mit den sekundären Dotterpyramiden im Stadium K auf Taf. XIII, wo wir in Fig. 201—216 Querschnitte aus allen Regionen gezeichnet haben, so sind folgende Momente zu erwähnen: Der Mitteldarm hat komplizierte Formverhältnisse angenommen; zahlreiche Faltenbildungen, Einschnürungen und Einschnitte erscheinen. Hand in Hand damit geht eine starke Vermehrung der Entodermzellen, also eine Vermehrung des Protoplasmas auf Kosten des Dotters, der auch in der That ganz erheblich an Masse abgenommen hat; besonders in den hinteren Abschnitten des Embryo ist dies sehr auffallend. Dagegen hat die Gröfse der Organe bedeutend zugenommen; auch dies ist in überwiegendem Maafse in den hinteren Körperabschnitten der Fall. Die mit Serum (*S*) gefüllten Räume sind in den mittleren und hinteren Regionen von bedeutenden Dimensionen.

Ferner zeigt der Dotter noch an allen Stellen die Pyramidenform; durch die Komplikation der Formen des Mitteldarmes jedoch sind die Pyramiden auf den Schnitten in

verschiedenen Richtungen getroffen. Eins ist jedoch bemerkenswert: die Durchschnitte sind an vielen Stellen nicht mehr so scharfkantig, sondern mehr abgerundet. Es läfst dies auf ein allmähliches Zerfallen der Pyramiden, auf Lösungsprozesse schliefsen. Dies geht auch aus der Untersuchung der hinteren Querschnitte hervor (Fig. 214), wo Pyramidenstücke durcheinander und von den Entodermzellen abgelöst in dem Lumen des Mitteldarmes liegen und offenbar im Begriffe stehen, verdaut zu werden.

Die glasige Beschaffenheit des gehärteten Dotters ist auch hier überall zu beobachten. Nirgends mehr erblickt man Ballen, also ein Beweis, dafs bereits chemische Veränderungen stattgefunden haben.

Gehen wir nun ausführlicher auf die Veränderungen ein:

Wir haben den Dotter im vorigen Stadium kugelartig angehäuft getroffen und in Pyramiden zerfallen, deren Grundflächen mit den Entodermelementen in engem Zusammenhang standen. Die Spitzen der Pyramiden waren alle nach dem Mittelpunkt gerichtet, wenn sie auch nicht alle den Kugelradien entsprechend gestellt waren.

Vergleichen wir nun die vier Querschnitte Taf. XIII, Fig. 201—204, welche aus der vorderen Region stammen, so sehen wir, dafs von dem eingestülpten Vorderdarm (*VD*) her nach dem Rücken zu eine Scheidewand vorzugsweise aus Bindegewebsbestandteilen sich gebildet hat, welche in Fig. 201 auch ein Blutgefäfs (die Augenarterie *ao*) führt. Diese Scheidewand hat in das Mitteldarmsäckchen von vorn her eingeschnitten, wodurch an diesem zwei symmetrisch gelegene Aussackungen entstanden sind. Von Interesse nun ist, dafs an den median gelegenen Wänden der Aussackungen auch die Entodermzellen mit ihren Dotterpyramiden anliegen, dafs also nicht etwa eine passive Einschnürung des Darmsäckchens vorliegt, sondern eine auf aktivem Weg erfolgte Formveränderung. Wir bezeichnen diese beiden vorderen Aussackungen des Mitteldarms mit MD_1.

Diese beiden Abschnitte MD_1 hängen nun mit dem unpaaren Mitteldarmteil MD_2 zusammen. Die engen Hohlräume beider Abschnitte vereinigen sich auf dem Schnitt Fig. 205. Den unpaaren Mitteldarmteil können wir verfolgen auf den Schnitten Fig. 205, 206, 207 MD_2. In der Mitte ist ein enges Lumen, in welches die Spitzen der Dotterpyramiden ragen; dieses Lumen ist auch in Fig. 211 und 212 MD_2 zu sehen; es geht über in den hinteren Mitteldarmabschnitt *D* in Fig. 212, 213, 214, 215 und 216, der nach dem Hinterdarm gerichtet ist. Von dem Schnitt Fig. 211 an hebt sich nun auf der dorsalen Wand des Mitteldarms ein Abschnitt ab, der mit MD_3 bezeichnet und auch in Fig. 212 und 214 zu sehen ist. Ich deute denselben als den dorsal gelegenen Mitteldarmblindsack des ausgebildeten Krebses.

Mittels der Querschnitte in Fig. 206, 208, 211—214 können wir nun auch nachweisen, dafs die Entodermzellen, die den Dotter einmal durchdrungen, keineswegs ihre Rolle ausgespielt haben. Vorher weit von einander getrennt, schliefsen sie sich nun an verschiedenen Stellen eng zusammen zu dem Epithel des Mitteldarms. (Vergl. besonders Fig. 208, 211 *DE.*) Dieser Umwandlungsprozefs scheint eingeleitet zu werden durch eine bedeutende Kernvermehrung im Entoderm, wie das in Fig. 212 und 213 besonders in dem dorsalen Blindsackabschnitt (MD_3) deutlich hervortritt.

Der gröfste Teil der Mitteldarmanlage gibt der Leber den Ursprung, deren Entwicklung nicht getrennt von den übrigen Entodermderivaten besprochen werden kann. Die Leber des Krebses besteht bekanntlich aus drei Lappen jederseits, dem vorderen, seitlichen und hinteren Leberlappen, welche aus zahlreichen Blindschläuchen zusammengesetzt sind. Diese Leberschläuche bilden sich durch komplizierte Faltungsprozesse bestimmter Abschnitte des Mitteldarmsäckchens. Schon im Stadium J, Taf. XII, Fig. 190 konnten wir an der Entodermplatte (*Ent. P*) in *Le* Wucherungen und Umbiegungen konstatieren, die mit der Bildung der Leber in Zusammenhang stehen. Ganz gleiche, oder wenigstens ganz ähnliche Prozesse finden nun vorn, seitlich und hinten am Mitteldarmsäckchen statt und führen zur Bildung der vorderen, seitlichen und hinteren Leberlappen des ausgewachsenen Tieres. Im Stadium K erhebt sich zu beiden Seiten des Mitteldarmsäckchens eine aus mächtigen Epithelzellen gebildete Falte (Taf. XIII, Fig. 206 Le_1). Die Elemente derselben stammen von den Dotterzellen des Entoderms und haben sich von den zugehörigen Dotterpyramiden abgehoben; letztere fallen dadurch in das Lumen des Mitteldarms und werden dort verdaut. Etwas dorsal und median von dieser Falte liegt nun ein weiterer Abschnitt des Mitteldarmes, der aber ausschliefslich aus Dotterpyramidenzellen gebildet wird; er ist mit Le_1 bezeichnet und entwickelt sich ebenfalls zu einem Leberschlauch; nur hat hier die Abhebung der Entodermelemente vom Dotter und ihre Konstitution zu Leberepithel noch nicht stattgefunden. Auf dem Querschnitt durch das IV. Segment (Fig. 207) erscheint die Anlage dieses Leberabschnittes in ähnlicher Weise (Le_1); wir sehen nicht nur bereits abgehobenes Leberepithel, sondern einen sehr umfangreichen Abschnitt des Mitteldarmsäckchens durch Bindegewebe abgeschnürt, der der Hauptmasse nach den vorderen Leberlappen zu liefern bestimmt ist; ähnlich liegen die Verhältnisse auch im folgenden Segment (Fig. 208 Le_1).

Über die Entstehung des mittleren Leberlappens geben die Querschnitte des IX., X., XI. und XII. Segmentes in Fig. 211—215 Auskunft.

In der Mitte der Fig. 211 ist das nach vorn gerichtete, blinde Ende eines Leberschlauchs (Le_2) getroffen; er ist bereits rings mit Bindegewebe umhüllt. Dorsalwärts sind rechts und links Leberschläuche quer getroffen (Le_2); auf dem der rechten Seite (der Zeichnung) kann man vortrefflich die Vermehrung der Schläuche durch einfache Abschnürung beobachten; hier hat sie begonnen mit einer leichten Ausbuchtung; auf der andern Seite ist die Abschnürung bereits vollzogen; überall macht die Bindegewebshülle die Ein- und Abschnürungen mit. Entsprechendes finden wir in Fig. 212, wo die Zahl der Schläuche zu wachsen beginnt. Interessant ist hier die centrale Partie; hier findet eine ähnliche Fältelung statt, wie seitlich; zwei Falten, mit Le_2 und D bezeichnet, lassen sich auch auf dem folgenden Schnitt Fig. 213 auffinden. Der Schnitt Fig. 214 ergibt, dafs die eine, mit D bezeichnete, zum hinteren Mitteldarmrohr wird, während die andere mit der Leberanlage kommuniziert. In Fig. 213 ist also die Einmündungsstelle der embryonalen Leberanlage in den Mitteldarm getroffen. Am weitesten vorgeschritten sind die Faltungsprozesse in den hinteren Leberlappen (Le_3), Fig. 214—216. In der Gegend des Schnittes Fig. 214 haben sich die Nährdotterpyramiden fast gänzlich losgelöst; grofse und kleine Brocken liegen in dem Lumen der Leberanlage, deren Oberfläche sich durch Faltungen und Abschnürungen mächtig vergröfsert; die Leberschläuche verdauen offenbar diese Dottermassen. Dies sieht man aus dem Zerfallen der Pyramiden; die Leber löst die Eiweifsstoffe und aus ihr werden dem Embryo wahrscheinlich direkt assimilationsfähige Nahrungsstoffe zugeführt. Demgemäfs spielt schon die embryonale Leber die Rolle als Pankreasdrüse, die wir der ausgebildeten seit den Untersuchungen von Hoppe-Seyler, Krukenberg und Frenzel vindizieren. Einige Beobachtungen in dieser Hinsicht werden wir noch beim nächsten Stadium besprechen. Die Leberschläuche, die in Fig. 215 getroffen sind, gehören fast ausschliefslich dem hinteren. Leberlappen an; sie führen keinen Nährdotter mehr und nehmen ihren Ursprung zum gröfsten Teil aus der hinten gelegenen Entodermplatte (*Ent. P*) des Stadiums J, wo wir die ersten Leberschläuche sich bilden sahen. Zwei Schläuche gehen verhältnismäfsig weit nach hinten; wir treffen ihre Querschnitte noch in Fig. 216 Le_3.

Bekanntlich nimmt die Larve des Flufskrebses eine nicht unbeträchtliche Masse noch unverdauten Nährdotters auf ihren Lebensweg mit. Der Längsschnitt Taf. XIV, Fig. 217 gibt uns genügenden Aufschlufs über die Lage und die Beschaffenheit desselben. Die paarig vorhandenen Mitteldarmaussackungen im vorderen Abschnitt MD_1 haben an Umfang verloren. Der Dotter scheint auch hier im Zerfall begriffen. Im Querschnitt Fig. 218 ist diese Aussackung ebenfalls vorhanden (MD_1); die Entodermelemente sind relativ grofs, ebenso ihre

Kerne. Bindegewebe umgibt ringsum beide Säckchen. Der unpaare, dorsale Mitteldarmabschnitt, mit MD_3 bezeichnet, nimmt noch immer einen erheblichen Teil des Embryos ein (vergl. Fig. 217 MD_3); verdaute Massen, an ihrer intensiven gelben Farbe kenntlich, liegen in dem Mitteldarmabschnitt (*D*), der nach dem Hinterdarm führt. Die drei Leberabschnitte Le_1, Le_2 und Le_3 sind gut kenntlich; auch hier ist der hintere Leberlappen als der am weitesten entwickelte ausgezeichnet, während der vordere und mittlere hier noch wenig vorgeschritten sind; die seitlichen Schnitte derselben Serie, dem der Schnitt Fig. 217 entnommen ist, beweisen indessen, dafs nach aufsen hin die Umwandlung in typisches Leberepithel, sowie die Auflösung der zerfallenen Dotterpyramiden bedeutende Fortschritte gemacht hat.

Schon oben erwähnte ich die verdauende, dotterlösende Thätigkeit der Leberschläuche. Wir finden, zumal im ausgeschlüpften Krebs, in denjenigen Abschnitten der Leber, wo noch Nährdotter vorhanden ist, einige Verhältnisse vor, die diese Anschauung thatsächlich zu stützen im stande sind. Ich habe einen solchen Leberschlauchschnitt auf Taf. XIV, Fig. 232 bei stärkerer Vergröfserung abgebildet. Die rechte Seite besteht schon aus fertigen Leberzellen (*LZ*), die allerdings auffallend grofs sind. Sie sind schon epithelartig gestellt, stehen auf eine Bindegewebshülle und gehen allmählich in kompliziert gestaltete Elemente über, die noch Dotter enthalten. Einige der typischen Leberzellen sind in Fig. 233 noch stärker vergröfsert dargestellt; im allgemeinen besitzen sie wenig Protoplasma von feinkörniger Beschaffenheit und einen kräftigen Zellkern mit Fadengerüst und Nucleolen; in jeder findet sich eine mächtige Vacuole (*v*); der dem Lumen zugewendete Abschnitt ist stark gewölbt und ausgezeichnet durch eine sehr deutlich hervortretende Streifung des Protoplasmas, welche senkrecht auf den Umrifs des Leberschlauches gerichtet ist. Bemerkenswert sind ferner noch zahlreiche, kleine Pigmentkörnchen (*Pg*), die sich in den Leberzellen zerstreut finden. Der übrige Abschnitt des Leberschlauches Fig. 232 wird nun von Entodermzellen gebildet, welche augenscheinlich im Begriff stehen, sich in Leberepithel umzuwandeln. Sie zeigen noch gröfsere Kerne (*EK*), aber auch Vacuolen und Pigment lassen sich erkennen. Sie enthalten ferner auch Nährdotterballen von verschiedenen Dimensionen, aber diese haben nicht mehr scharfkantige Umrisse, sondern sind allenthalben abgerundet (*Do*); die Umrisse dieser Dotterballen sind von komplizierter Form, erscheinen wie angenagt und ausgebuchtet; dazwischen liegen zahlreiche kleinere, gelbliche Dotterteilchen, ferner Vacuolen und rundliche Ballen feinkörniger, protoplasmaartiger Masse; die letzteren treffen wir auch im Lumen des Leberschlauches an, untermischt mit rundliche Ballen homogener Substanz. Alle diese Verhältnisse lassen sich nur dahin deuten, dafs hier der Dotter in lösliche Formen übergeführt wird,

dafs wahrscheinlich die Leberzellen hier schon begonnen haben, ihre fermenthaltigen Sekrete abzusondern, wofür besonders ihre hochgradige histologische Differenzierung zu sprechen scheint.

Ich habe aber im ausgeschlüpften Tier an den vorderen Mitteldarmsäckchen (MD_1) der Figuren auf Taf. XIII und XIV noch eine andere, wesentlich verschiedene Art und Weise des Nährdotterverbrauchs gefunden, die auch schon bei der Schilderung der Entwicklung der äufseren Haut kurz erwähnt wurde. Die diesbezüglichen Verhältnisse sind auf Taf. XIV, Fig. 231 dargestellt bei stärkerer Vergröfserung. Wir sehen drei oder vier in Zerfall begriffene Dotterpyramiden aus der Gegend des Schnittes Fig. 218, die mit *a* bezeichnet ist. Die Dotterpyramiden haben viele Einbuchtungen; die unregelmäfsigen Formen deuten auf ihre Auflösung hin; an der peripheren Partie finden sich bedeutende Protoplasmaanhäufungen, den Entodermelementen gehörig, mit einander zusammenhängend, mit grofsen Kernen (*EK*). In letzteren sind Kernkörperchen und Kernfäden sichtbar. Aufserdem finden sich noch eine Menge gröfserer und kleinerer Vacuolen. Obwohl nun das Säckchen mit Bindegewebselementen bedeckt ist (Fig. 218 *Bi*), die hier in Fig. 231 nicht gezeichnet sind, gelingt es doch augenscheinlich den zahlreich vorhandenen Wanderzellen und Blutkörperchen, diesen mit Dotter gefüllten Entodermzellen in grofser Zahl sich zu nähern und in unmittelbare Berührung mit denselben zu treten. Keineswegs können wir annehmen, dafs die Bindegewebshülle schon vollständig geschlossen ist. Ich habe eine Anzahl dieser Blut- und Wanderzellen *in situ* abgebildet *B* und *WZ* in Fig. 231; einige davon (*B*) sind echte, gewöhnliche Blutzellen von geringeren Dimensionen, hellem, spärlichem Protoplasma und runden, hellen Kernen; andere dagegen (*WZ*) sind umfangreicher, kuglig oder von amöboider Form, aus körnigem Protoplasma bestehend, mit mehr elliptischen, stärker rot sich färbenden Kernen. Diese enthalten nun gröfstenteils einen bis vier oder fünf kuglige Ballen, die in Farbe und sonstigem optischen Verhalten von der Nährdottersubstanz nicht zu unterscheiden sind. Wir werden nun nicht fehlgehen, wenn wir diese Wanderzellen (*WZ*) als Phagocyten (Metschnikoff) deuten, die allmählich den Dotter annagen oder die abgefallenen, kleineren Dotterballen aufnehmen, forttragen und sie verdauen. Gerade an der Stelle, wo sie liegen, erscheint auch in der That der Dotter besonders stark angenagt. Noch eine Möglichkeit, die ich aber nicht näher zu begründen vermag, liegt vor: Es wäre denkbar, dafs in diesen Regionen die Prozesse, welche in den früheren Stadien zur Bildung der sekundären Mesodermzellen führten, hier in allerdings modifizierter Gestalt fortdauern, d. h. die von mir als Wanderzellen gedeuteten Gebilde wären dann Elemente, die in den Dotterzellen ihren

Ursprung nehmen und die Blutzellen vermehren helfen. Wie bereits erwähnt, treffen wir diese Wanderzellen als Phagocyten an vielen Stellen des Körpers wieder; vornehmlich aber unter der Haut, zwischen den beiden Panzerlamellen (vergl. Fig. 229). Wir können wohl annehmen, dafs diese Elemente dazu beitragen, das vorhandene Nährmaterial rascher zu verwerten, und gerade ihr häufiges Auftreten unter dem Panzer läfst dies plausibel erscheinen, da es ja beim ausgeschlüpften Tier auf bald eintretende Häutungsprozesse abgesehen ist. Auch in den Kiemenfäden haben wir sie angetroffen. An beiden Orten stimmen sie vollständig mit den in Fig. 231 dargestellten überein.

Litteraturangaben und Vergleiche.

Bezüglich der Entstehung des Entodermsäckchens wurden die verschiedenen Anschauungen früherer Autoren bereits im ersten Teil besprochen. Wir können also hier uns auf Erörterung späterer Stadien beschränken.

Die Wanderung der Afteröffnung beschreibt Rathke (Nr. 1, pag. 27) richtig.

Über den Ursprung des Darmkanals sind seine Angaben der angewandten Methode gemäfs nicht vollständig; die Entodermplatte und ihren Zusammenhang mit dem röhrenförmigen, hinteren Abschnitt des Mitteldarms hat er jedoch gesehen (l. c. pag. 28). Er scheint den Magen vom Entoderm ableiten zu wollen; ebenso den Hinterdarm, von dem er sich vorstellt, er werde durch den hervorsprossenden Schwanz aus der erwähnten Entodermplatte mit herausgezogen.

Die Faltungen des Mitteldarmsäckchens („Dottersack“) sind von Rathke ebenfalls zum Teil gesehen (pag. 47). Die Anlagen der Leber als Aussackungen des Dottersackes hat Rathke richtig beschrieben; er erzählt seine grofse Überraschung, als bei einem Besuche bei seinen gelehrten Freunden in Königsberg der Professor von Baer ihm mitteilte, dafs beim Hühnchen die Leber auch durch eine Aussackung zuwege gebracht wird, „wenn gleich nicht des Dottersackes, so doch des Darmkanals.“ Wir wissen heute, dafs dieser Dottersack einen Abschnitt des Darmkanals darstellt, dafs in der That grofse Übereinstimmung herrscht und mithin Rathke's Erstaunen vollkommen berechtigt war. Er beschreibt auch die Aussackungen und Wärzchen. Als Speicheldrüsen werden von Rathke die beiden seitlichen Leberlappen beschrieben (pag. 51). Auch die Magenmuskeln erkannte Rathke (pag. 57). Seine Angaben hinsichtlich der Abschnitte des mit Dotter gefüllten Mitteldarms („Dottersackes“) sind zum Teil zutreffend (vergl. l. c. pag. 59); seine abweichenden Angaben erklären

sich durch seine irrtümliche Deutung der Lage des Dotters als aufserhalb der Darmhöhle befindlich und dadurch, dafs er nicht erkannt, dafs einzelne Leberlappen Nährdotterelemente einschliefsen.

Die Magensteine fand Rathke erst in späteren Stadien[1]) nach dem Ausschlüpfen (l. c. pag. 64).

Aus Bobretzky's Tafeln (Nr. 7) ist zu entnehmen, dafs nach seiner Ansicht der Hinterdarm schon sehr früh mit dem Mitteldarm kommuniziert (l. c. Fig. 8 II); das Verhalten der sekundären Dotterpyramiden (ib. Fig. 10) stimmt mit meinen Zeichnungen und Angaben überein. Ebenso scheint seine Auffassung der Zellennatur der Dotterpyramidenzellen mit der meinigen in den wichtigsten Punkten sich zu decken. Auch lassen sich auf seiner Tafel II viele Verhältnisse hinsichtlich der Leberentwicklung gut mit meinen Beobachtungen in Einklang bringen. Solche regelmäfsige Faltungen wie in seiner Fig. 17 sind mir jedoch nie zu Gesicht gekommen. Dagegen scheint Bobretzky auch Leberlappen aus dem Mitteldarm abzuleiten, deren Lumen Nährdottermassen einschliefst. (Vergl. Nr. 7, Taf. II, Fig. 15.)

Die Darstellung der Entwicklung des Mitteldarms, welche Balfour gibt (Nr. 12, Bd. I, pag. 497) entspricht nicht genau den geschilderten Verhältnissen, insofern die Leber anfangs nur aus den ventralen, hinteren Entodermpartien ihren Ursprung nehmen soll, während, wie wir sahen, auch seitliche Regionen sich beteiligen. Das eigentliche Mesenteron soll aus einer mittleren Falte des ventralen Entoderms entstehen; nach meiner Deutung nur ein kleiner Teil. Die vorderen Divertikel des Mesenterons sollen sich auch zu Leberschläuchen entwickeln, was ich nicht finden konnte.

Einfacher liegen die Verhältnisse bei *Palaemon* nach Bobretzky; sie sind leicht mit denen bei *Astacus* in Einklang zu bringen.

Hinsichtlich der Entwicklung des Mitteldarms von *Oniscus* ist Bobretzky (Nr. 13) der Meinung, die Dotterzellen lieferten vorzugsweise die Leber, und schon während der Embryonalperiode würden von den Leberdivertikeln auch Verdauungssäfte geliefert, was mit meinen Anschauungen übereinstimmt.

Von den Zeichnungen Huxley's in Nr. 31, pag. 175, die unten mit der Bemerkung versehen sind: zum Teil nach Reichenbach, zum Teil Original, ist eigentlich nur Fig. A den Thatsachen entsprechend; in B sind die primären Pyramiden und der Centralkörper

---

[1]) Lereboullet's Abhandlung Nr. 3 steht nicht mehr zu meiner Verfügung. Ich citiere nach Nr. 4 und nach andern.

längst nicht mehr zu finden; natürlich noch weniger stimmen dann die Dotterverhältnisse in seinen Figuren C und D, wo auch der Mitteldarm unrichtig gezeichnet ist.

Ebenso ist die Fig. E der Verbesserung insofern bedürftig, als dort die Dotterpyramiden fälschlich aufserhalb des Mitteldarms dargestellt sind.

Dohrn (Nr. 19) und Graber (Nr. 51 und Nr. 15) leiten beide die Elemente des Mitteldarms der Insekten von den Dotterzellen ab, die jedenfalls den sekundären Pyramiden des Krebses homolog sind; dies würde also mit meinen Angaben übereinstimmen. Es wird eben immer schwieriger, die Kowalevsky'sche Auffassung des Entoderms der Insekten zu verallgemeinern; doch scheint mir nicht der Zeitpunkt gekommen, wo wir die Verhältnisse des Nährdotters und des Entoderms der höheren Krebse mit dem der Insekten in genaue Parallele setzen können.

Vierter Abschnitt.

Über die Derivate des Mesoderms und die Fortpflanzungsorgane.

1. Herz, Gefäfse und Blut.

Das Herz fängt an zu pulsieren, wenn der Embryo etwa das Stadium H erreicht hat. An der Umbiegungsstelle der Thorakoabdominalanlage liegt es unter einer Aufwölbung des Ectoderms (Taf. III a, Fig. 11 a *H*), wo man es durchschimmern sieht. Auch in den beiden vorhergehenden Stadien lassen sich bereits Spuren dieser Hervorwölbung entdecken.

Bevor diese Aufwölbung deutlich wird, kann man unter der betreffenden Ektodermstelle eine Anhäufung von lose beieinanderliegenden, grofsen Mesodermzellen erkennen (Taf. VIII, Fig. 65 *Mes,* welche im folgenden Stadium F (Nauplius) sich beträchtlich vermehrt und in ihren vorderen Partien symmetrisch angeordnet erscheint (Taf. IX, Fig. 102, 103, 104 *H*). Ich deute mit Bobretzky diese Mesodermzellen als die Uranlage des Herzens und habe dies auch schon früher gethan. Balfour (Nr. 12, Bd. I, pag. 496 Anm.) hat meine in Nr. 4 mitgeteilten Beobachtungen mifsverstanden, denn er bemerkt, dafs ich das Herz bald aus dem Ectoderm, bald aus dem Mesoderm ableite.

Im Stadium G, Taf. X, Fig. 110 sehen wir im Längsschnitt an der gleichen Stelle die früher lose bei einander liegenden Mesodermzellen in festem Zusammenhang. Die Querschnitte

durch die betreffende Gegend Fig. 144 und 145 lassen im ersteren eine hoch erhobene Entodermschicht erkennen, die oben als „Entodermplatte“ (*Ent. P*) bei der Anlage des Mitteldarms beschrieben wurde, von der ich jedoch nicht behaupten kann, dafs sie bei der Herzbildung eine Rolle spiele, so sehr dies auch anderen Ansichten entsprechen würde. (Vergl. Bütschli, Nr. 52, und Schimkewitsch, Nr. 53.) Im zweiten Schnitt Fig. 145 sehen wir nur lose Mesodermzellen.

Deutlicher werden die Verhältnisse im Stadium H, Taf. XI, wo wir im Längsschnitt Fig. 171 die Herzanlage (*H*) unmittelbar an der Umbiegungsstelle der Thorakoabdominalanlage erblicken. Der mit Serum oder Plasma erfüllte Hohlraum ist mit einer sehr zarten Bindegewebshaut ausgekleidet, die jedoch noch nicht eine ausgeprägte Selbständigkeit erkennen läfst; die Kontinuität der Herzwände in diesem Stadium gelang mir nicht mit Bestimmtheit nachzuweisen. Auf dem Querschnitt Fig. 170, wo bereits mehrfache Komplikationen erscheinen, tritt dies auch hervor. Wir erkennen bereits die Herzflügel (*a. c*), Faserzüge aus Mesodermzellen, die das Herz an das Pericardium, und dieses an die äufsere Haut heften; wir sehen auch schon Pericardialräume (*p. c*) entwickelt; nach aufsen ist jedoch der Hohlraum (*H*), der offenbar die Herzhöhle darstellt, mit einschichtigem Ectoderm bekleidet. Und doch pulsiert das Herz in diesem Stadium bereits. Wir werden demgemäfs annehmen müssen, dafs die dorsalen Wände sich später bilden und dafs einzelne der Fasern kontraktiler Natur, also Muskeln sind, die an den seitlichen und mittleren Ectodermwänden befestigt sind; ich erinnere mich auch, in diesem Stadium am lebenden Embryo die Bewegungen des Ectoderms über der Herzanlage von aufsen gesehen zu haben. Übrigens hat sie auch Rathke gesehen, der sogar bestimmt behauptet, das Herz stamme vom äufseren Blatt (Nr. 1, pag. 30), was natürlich irrtümlich ist.

Im Stadium J, Taf. XII hat sich die dorsale Wand des Herzens differenziert; ich vermute, die seitlichen Partien wuchern in dorsaler Richtung und nach der Mitte zu und vereinigen sich. (Vergl. Fig. 191 *H*, wo auch Pericardium (*p. c*) und Herzflügel (*a. c*) zu erkennen sind. Die Entodermplatte (*Ent. P*) liegt unter der Herzanlage.

Weniger klar liegen die Verhältnisse im Längsschnitt Fig. 192, der nicht ganz median ist und pericardiale Regionen getroffen hat.

Weitere Stadien des Herzens sehen wir auf Taf. XIII, Fig. 215 und 216, wo Pericardium (*p. c*), Herzflügel (*a. c*) und zahlreiche Faserzüge zu erkennen sind, welche das Herz nach allen Richtungen durchkreuzen und jedenfalls gröfstenteils Muskelfasern sind. Sie haben bereits Aehnlichkeit mit der Herzmuskulatur beim ausgewachsenen Krebs und erscheinen als

äufserst zarte und dünne Fäden, die sich vielfach verästeln. Die Wand des Herzens erscheint in Fig. 216 aus zwei Schichten zusammengesetzt, über deren Herkunft ich nichts Bestimmtes angeben kann.

Der Längsschnitt Fig. 217, Taf. XIV dürfte ohne weitere Erläuterung verständlich sein. Herz (*H*), Pericardium (*p. c*) und abgehende Gefäfse sind deutlich erkennbar und zeigen ähnliches Verhalten wie beim ausgewachsenen Tier. Hinsichtlich histogenetischer Prozesse konnte ich nichts Erhebliches ermitteln. Die Elemente sind wenig differenziert und zeigen vorwiegend embryonalen Charakter; auch hier sind die beiden Schichten der Herzwand deutlich.

Fassen wir die Ergebnisse zusammen:

Das Herz entsteht unter einer Aufwulstung des Ectoderms hinter der Umbiegungsstelle der Thorakoabdominalanlage. Es nimmt seinen Ursprung aus dem Mesoderm; die Anlage ist symmetrisch; die anfangs lose liegenden Elemente vereinigen sich und bilden zuerst die ventrale Herzwand; wahrscheinlich greifen die seitlichen Teile derselben in der Mitte auf der dorsalen Seite über und vereinigen sich da, so dafs nun das Herz ringsum geschlossen ist. Bald legen sich auch das Pericardium und die Faserzüge an, welche das Herz in seiner Lage halten. Schon frühzeitig erkennt man zwei Schichten der Herzwand.

Die Blutgefäfse entstehen ebenfalls samt und sonders aus den wandernden Mesodermzellen, die zusammenwachsen, anfangs zu Strängen vereinigt erscheinen, später jedoch ein Lumen erkennen lassen. Sie sind aus sehr kleinen, flachen Zellen aufgebaut.

Von der Fläche kann man einige Hauptgefäfse schon im Stadium H erkennen, nämlich die Augenarterie und die beiden Antennenarterien (Taf. III^{a}, Fig. 11^{a} *a. o* und *a. a*). Sie schimmern durch die äufsere Zellschicht hindurch; auf dem Schnitt erscheinen sie, wie Taf. XI, Fig. 147 *a. o* und *a. a* zeigt, wo die Gefäfse noch nicht völlig ausgebildet sind.

Auch im folgenden Stadium J, Taf. XII ist die Entwicklung der Gefäfse noch nicht erheblich fortgeschritten. Mit am weitesten ist die Augenarterie (Fig. 172 und 192 *a. o*) entwickelt. Man sieht, wie das Protoplasma der Mesodermzellen sich zu ganz dünnen, durchsichtigen Fäden auszieht, die untereinander und mit den umgebenden Organen in Zusammenhang treten. Den mit Serum gefüllten Raum unter den Augenanlagen (Fig. 173—176 *a. o*) deute ich gleichfalls als Augengefäfs; die seitlichen Partien dürften jedoch bereits zu den venösen Sinus zu rechnen sein. Dafs die im Plasma schwimmenden Zellen Blutzellen sind, brauche ich wohl kaum hinzuzufügen.

Im Stadium K, Taf. XIII sehen wir in Fig. 201 die im Längsschnitt getroffene Augenarterie (*a. o*), die nun auf allen Querschnitten bis Fig. 214 wieder erscheint. Von Fig. 206 an

treten auch die Antennenarterien (*a. a*) auf. Das Gefäfs in Fig. 214 *a. g* dürfte als Magenarterie zu deuten sein, während in Fig. 215 *a. h* die Leberarterie getroffen ist. Die Sternalarterie ist in dem fraglichen Stadium ebenfalls in der Bildung begriffen; wir erkennen ihr deutliches Lumen in Fig. 208 *a. st.* Auch die obere Abdominalarterie ist schon vorhanden; vergl. in Fig. 108—215 *a. a. s.*

Sehr undeutlich, kaum zu erkennen, ist die untere Abdominalarterie in Fig. 211 *a. a. i,* ebenso in Fig. 214. Besonders schön erscheinen die Hauptgefäfsstämme auf Taf. XIV, Fig. 217, wo auch der Abgang der Sternalarterie (*a. st*) getroffen ist, deren ganzen Verlauf man verfolgen kann. Dasselbe gilt von der Augenarterie (*a. o*).

Es bleiben nun noch die Blutsinus zu besprechen, die von gewissen Stadien an einen ganz beträchtlichen Theil des Embryos einnehmen. Morphologisch sind sie Teile der ursprünglichen, mit Dotter gefüllten, Blastodermhöhle. Ebenso sind die Hohlräume des Herzens und der Blutgefäfse im Grunde genommen nichts anderes. Am gröfsten ist der Sternalsinus (Taf. XI, Fig. 154—168 und 171 *st. s*), der sich längs der Bauchplatte hinzieht. Im folgenden Stadium (Taf. XII) sehen wir ihn noch an Ausdehnung zunehmen. Ebenso finden wir ihn in den Zeichnungen der Taf. XIII, wo auch der Pericardialsinus (*p. s,* Fig. 211, 212, 214—216) bedeutenden Raum einnimmt. Beide erkennen wir auch in Fig. 217 auf Taf. XIV.

Überblickt man die bisher geschilderten Verhältnisse, so kann man sagen, eigentlich flottieren alle Organsysteme in einem einzigen Blutraum, der im Grunde genommen identisch ist mit der Blastodermhöhle. Der Nährdotter, anfangs in dieser Höhle gelegen, wird in den Mitteldarm aufgenommen und gelangt endlich in dessen Hohlraum, der der Gastralhöhle entspricht, vorausgesetzt, dass bei den Arthropoden eine wahre Gastrula auftritt.

Das Blut mufste mehrfach bereits Erwähnung finden. Der Hauptmasse nach besteht es aus einer flüssigen, leicht zu feinkörniger Masse gerinnenden Flüssigkeit — Plasma —, die wir bisher immer als Serum (*S*) auf den Figuren bezeichneten; es umspült alle Organe und füllt die Blutsinus, das Herz und die Gefäfse aus. Ähnliche feinkörnige Substanz findet sich auch im Innern des Mitteldarms bereits in früheren Stadien (Taf. VIII); wir haben letzteres als S_1 von dem eigentlichen Blutserum unterschieden. Die in dem Blutserum schwimmenden Zellen sind mehrfach beschrieben worden. In früheren Stadien bezeichneten wir dieselben als primäre Mesodermelemente (*Mes*), denen sich bald die sekundären Mesodermelemente (*m*), aus dem Entoderm auswandernd, beigesellen. Ich sprach schon oben die Vermutung aus, es dürften letztere bei der Blutzellenbildung beteiligt sein, obwohl der direkte Beweis hierfür schwer zu erbringen sein wird. Während anfangs beiderlei

Elemente gut unterschieden werden können, ist dies späterhin nicht mehr möglich. Wir treffen bereits von Stadium H an in den Bluträumen kleine, rundliche Zellen mit hellem Protoplasma und stark lichtbrechendem, kugligem Kern, der den gröfsten Teil der Zelle einnimmt. Anfangs nur unter der Bauchplatte angehäuft (Taf. XI, Fig. 171), wandern sie bald um den Dottersack herum in die dorsalen und seitlichen Regionen ein (Taf. XII, Fig. 172, 192 u. a.).

Immer zahlreicher werdend, erfüllen sie in dichten Schaaren die Sinus, Blutgefäfse, Kiemen, kurz sie wandern in allen Teilen umher, resp. werden durch die Thätigkeit des Herzens umhergetrieben (Taf. XIII). Stärker vergröfsert sind einige in Fig. 227, 229—231 *B* auf Taf. XIV dargestellt.

In den letzten Stadien trifft man unter ihnen auch jene oben beschriebenen Wanderzellen (*WZ*), Phagocyten, die, mit Dotterballen beladen, in den Kiemen, unter dem Hautpanzer und in der Nähe des Dotters sich befinden und bereits ausführlicher besprochen wurden. (Taf. XIV. Fig. 229 bis 231.)

Rathke beschreibt seine Beobachtungen in Nr. 1, pag. 30; er läfst das Herz vom „serösen Blatt“ abstammen und zwar in dem Stadium mit angelegten Gehfüfsen; auch die grofsen Blutgefäfse hat er gesehen (pag. 31); seine Beschreibung der Pulsationen (pag. 32) ist insofern bemerkenswert, als er beobachtete, dafs „nicht blofs die Rückenwand, und zwar in einer ziemlich grofsen Ausdehnung um das Herz herum, bewegt und verzogen wird, sondern dafs auch der Darmkanal an den Bewegungen Anteil nimmt.“

Bobretzky (Nr. 7 und 8) zeichnet in Taf. I, Fig. 10, die unserm Stadium H entspricht, das Herz sehr deutlich, und von der Rücken- und Darmwand abgehoben. Es gelang mir nicht, schon hier dies aufzufinden. Seine übrigen Zeichnungen (Taf. II, Fig. 13, 14, 17, Taf. III, Fig. 20) stehen der Hauptsache nach mit meinen Angaben, wie mir scheint, in Einklang.

Die Gefäfse sollen sich nach Bobretzky als unmittelbare Fortsetzungen des Herzens bilden; ich konnte nicht zu dieser Vorstellung gelangen.

Eine Angabe Dohrn's (Nr. 19) mufs hier noch erwähnt werden, der hinsichtlich der Entwicklung des Herzens von *Gryllotalpa* eine pulsierende Membran beschreibt, deren medianer, dorsal gelegener Teil in Form einer Röhre sich abschnürt und so das Herz liefert. Es ist nicht unmöglich, dafs die Verhältnisse bei *Astacus,* wie wir sie in Stadium H, Taf. XI, Fig. 170 fanden, ähnliche sind. Auch die Darstellung Korotneffs (No. 54) scheint mir nicht im Widerspruch mit meinen Angaben zu stehen.

2. Muskulatur und Bindegewebe (Leibeshöhle).

Auch dieser Gebilde mufsten wir schon mehrfach Erwähnung thun. Es handelt sich, da ich in histogenetischer Beziehung nichts Erhebliches eruieren konnte, hier mehr um zusammenfassende Darstellung, wobei besonders eine wichtige Frage hervorzuheben ist, — nämlich die nach der Leibeshöhle. Dafs ich nach dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse von der Arthropodenentwicklung von vornherein die Leibeshöhle ins Auge fafste, ist selbstversändlich. Es walten aber bei Astacus jedenfalls sehr veränderte Verhältnisse ob.

Bekanntlich hat das Mesoderm, aus dem ja die fraglichen Gebilde entstehen, bei *Astacus* in dem ersten Stadium keinen festen Zusammenhang. Lose liegen die Zellen unter der Bauchplatte haufenweise beisammen und verbreiten sich bald durch Wanderung. Es gelingt relativ spät, feste, zusammenhängende Mesodermmassen als Anlagen von bestimmten Organen oder morphologisch wichtiger Formationen mit Sicherheit zu deuten. Jedenfalls kann man in der Gegend der vorderen Segmente, in den Regionen der Augen, des oberen und unteren Schlundganglions, also des Kopfes und der Brust, von der Bildung eines Coeloms, einer segmentierten Leibeshöhle, absolut nichts entdecken, man müfste denn in dem in Fig. 68 und 69, Taf. IX dargestellten, seitlichen Längsschnitt des Naupliusstadiums die segmentweise angeordnete Gruppierung der Mesodermmassen dicht unter der Bauchplatte als etwas Derartiges deuten wollen. Die Querschnitte desselben Stadiums Fig. 83—95 zeigen auch eine eigentümliche Verteilung des Mesoderms in symmetrisch gelegene Ballen, die sich unter den Extremitätenausstülpungen befinden und wahrscheinlich den zugehörigen Muskeln den Ursprung geben. Aber ein Hohlraum, einer Leibeshöhle der übrigen Coelomtiere vergleichbar, ist nicht zu finden. Ebenso geht es im folgenden Stadium (G, Taf. X), nur dafs wir hier bereits Mesodermzellen in Schnüren oder mehr oder minder langgestreckten Platten finden, die sich zuweilen am Ectoderm festsetzen, so dafs es oft unmöglich ist, mit Bestimmtheit zu sagen, ob eine Muskel oder ein Nerv vorliegt (Taf. X, Fig. 107—110, 119 ff.). In den Längsschnitten Fig. 105—110 ist nichts mehr von segmentweise angeordnetem Mesoderm zu finden. Wo die Extremitäten und die übrigen Organsysteme deutlicher werden, ist es weniger schwer, Muskeln und Nerven zu unterscheiden. So erkennen wir in Taf. XI, Fig. 150 den Augenmuskel (*AM*); in Fig. 168 sind die Anlagen der Extensoren und Flexoren (*Mu. e* und *Mu. f.*) des Abdomens unschwer zu sehen. Von den Extensoren scheint der mächtige Ursprung in Fig. 169 vorzuliegen (*Mu. e*). Im Längsschnitt Fig. 171 finden wir über dem Hinterdarm eine bedeutendere Anzahl Mesodermzellen eingewandert. Diese nehmen nun im folgenden

Stadium eine höchst bemerkenswerte Gruppierung an, die wir am besten in dem nicht medianen Längsschnitt Taf. XII, Fig. 192 überblicken. Den Segmenten entsprechend, ballen sich diese Mesodermzellen im Abdomen zu gröfseren Anhäufungen, die nach dem Ende zu kleiner werden; diese lassen nun ein Lumen in sich entstehen, und zwar dem Anschein nach von vorn nach hinten fortschreitend. Ich habe diese Lumina mit *Lh* bezeichnet und halte es für wahrscheinlich, dafs wir hier eine der Leibeshöhle der verwandten Typen homologe Bildung vor uns haben. Gegen diese Deutung läfst sich die verhältnismäfsig verspätete Entstehung derselben geltend machen. Allein wenn wir bedenken, dafs die ursprünglichen Entwicklungsprozesse in den Kopf- und Brustsegmenten durch den dort befindlichen, umfangreichen Nährdotter tiefgreifend alteriert werden müssen, während in den hintersten Segmenten ein ungestörterer Verlauf dieser ursprünglichen Prozesse stattfinden kann — was sich ja auch in andern Momenten, z. B. der Segmentierung des Hinterdarms, dokumentiert — so könnte das verspätete Erscheinen dieser segmentierten Leibeshöhle begreiflicher erscheinen. Der etwas seitlicher gelegene Längsschnitt Fig. 193 zeigt Ähnliches. Von Interesse ist noch der Querschnitt Fig. 190, der auch eine Anzahl der Leibeshöhlendivertikel getroffen hat. Auch hier entsprechen diese Divertikel den Segmenten.

Im folgenden Stadium (Taf. XIII) ist nichts mehr von den erwähnten Bildungen zu finden. Die Entwicklung der Muskulatur hat erhebliche Fortschritte gemacht. Mit stärkeren Vergröfserungen kann bereits gut die Querstreifung erkannt werden. Die Insertion der Muskelfasern an Teile des Hautpanzers haben wir früher erörtert. Zu mächtiger Entwicklung sind die Adduktoren der Mandibeln (*Addr.* IV Fig. 205—207) gekommen, ebenso die Abduktoren (*Abdr.* IV Fig. 207), wie überhaupt die Extremitätenmuskulatur überall leicht kenntlich und deutbar ist. Die Muskeln am Vorderdarm (*Mu.* M_1 und $_2$) sind schon oben beschrieben. Zu hoher Entwicklung ist auch die so mächtige Muskulatur des Abdomens fortgeschritten, wie aus den Fig. 208—216 *Mu. e* und *Mu. f* zu entnehmen ist. Fig. 211 und 212 lassen die Insertion des grofsen Extensormuskels am Thorakalschild erkennen.

Dafs die Drehung der Flexoren im Abdomen bereits deutlich ausgeprägt ist, geht aus Fig. 208—214 hervor. Der zum Ausschlüpfen reife Krebs Fig. 217 ist also mit seiner Muskulatur bereits trefflich ausgestattet; er gebraucht sie auch in ausgiebigem Maafse, indem er besonders den Schwanz kräftig bewegt. Übrigens bemerkt man schon in bedeutend früheren Stadien (J) Zuckungen des Schwanzes und der Extremitäten innerhalb der Eihaut.

Das Bindegewebe wurde ebenfalls bei der Beschreibung der Entwicklung der Organe vielfach erwähnt. Es ist auf den Tafeln überall mit *Bi* bezeichnet und kann schon in den

Flächenbildern vom Stadium G an den aufserordentlich schmalen, spindelförmigen Kernen erkannt werden. Deutlicher wird es in Stadium H, Taf. XI, wo die lose umherziehenden Mesodermzellen mit ihren Protoplasmakörpern verschmelzen, oder durch Proliferation zusammenhängende Zellmassen bilden, die sich anfangs zerstreut, später dichter und dichter werdend, auf die im Entstehen begriffenen Organsysteme legen, diese allmählich umschliefsend und mit einander verbindend. Den Beginn dieses Prozesses zeigen besonders gut die Figuren 147—155 *Bi,* Taf. XI. Die Bindegewebskörperchen legen sich nicht nur um die Darmanlage (Fig. 171), sondern auch schon unter das Nervensystem, wo wir sie fast in allen Schnitten wohl ausgebildet antreffen (Fig. 160—168 *Bi*). Noch auffallender wird dies in Stadium J, Taf. XII, wo diese Elemente in voller Thätigkeit sind, Organsysteme einzuschliefsen, wie die Abschnitte des Darmes, die grüne Drüse etc., oder in andere einzudringen, wie in das Nervensystem, um dort Hüllen und Stützen für die einzelnen Elemente desselben abzugeben; wieder andere sind im Begriffe, Räume abzugrenzen, Septa zu bilden und Organe mit einander zu verknüpfen (Fig. 180, 191, 192 *Bi*).

Im Stadium K, Taf. XIII sind bereits die einzelnen Teile des Nervensystems mit Bindegewebshüllen umgeben, selbst einzelne grofse Ganglienkugeln haben bereits ihre bindegewebige Hülle. Das Septum, welches das Herz von der Leber trennt, ist in Fig. 216 *Bi* von mächtiger Entfaltung, ebenso dasjenige, welches die Ganglienkette von dem Lumen des Sternalsinus trennt (Fig. 211, 214). Darm, Leber, grüne Drüse, Blutgefäfse lassen überall Bindegewebselemente als bei ihrer Konstitution beteiligt deutlich erkennen; mesenterienartige Suspensorien halten gleichsam die Organe in den mit Blutflüssigkeit prall erfüllten Räumen und fast ist man versucht, bei den Einschnürungen, die der mit Dotter gefüllte Mitteldarm im Stadium K erleidet, den Bindegewebselementen mehr als eine nur passive Rolle zu vindizieren, da sie sofort in die kleinsten Falten mit eindringen (Fig. 203, 207, 211, 214 u. a. *Bi*). Am deutlichsten erkennt man die wichtige Rolle des Bindegewebes und seine hohe Entwicklungsstufe auf den Figuren der Taf. XIV, wo seine Elemente besonders in den bei stärkerer Vergröfserung gezeichneten Figuren überall durch ihre schmalen, spindelförmigen Kerne auffallen. Eine grofse Anzahl von Bindegewebszellen sieht man im Nervensystem in Fig. 219, 220, 222, 223 und 224 auf Taf. XIV.

3. Die Fortpflanzungsorgane.

Nach vieler vergeblicher Mühe gelang es mir endlich, in den letzten Stadien Gebilde ausfindig zu machen, die wir wohl mit Recht als erste Anlage der Geschlechtsorgane deuten

dürfen. Über dem Hinterdarm des eben zum Ausschlüpfen reifen Embryos in der Gegend des XVI.—XVII. Segmentes, Fig. 217 (*Gen.*), fand ich eine anscheinend solide Zellenmasse, an deren hinterem Ende der Querschnitt eines kleinen Schlauches erschien. Bei stärkerer Vergrößerung, Fig. 228, erblickt man auf dem segmentierten Hinterdarm (*HD*), der im Längsschnitt getroffen ist, vier Durchschnitte von kleinen Schläuchen (*Gen.*), von denen der am weitesten links liegende ein längliches Lumen zeigt, als ob er sich durch Einschnürung, ähnlich wie die Leberschläuche, teilen wollte, während die Hohlräume der übrigen kreisförmig sind. Die beiden mittleren Durchschnitte sind durch einen soliden Strang verbunden. In Fig. 227 *Gen.* sehen wir an der entsprechenden Stelle des Querschnittes die zwei Zellschläuche quer getroffen; in dem zur Linken liegt eine auffallend helle, große Zelle.

Wie sollen wir den Befund deuten? Die beiden Gebilde in Fig. 227 lassen auf eine paarige und symmetrische Anlage der fraglichen Organe schließen. Die Verhältnisse der Fig. 228 könnten auf eine segmentierte Anordnung bezogen werden. Ich deute nun diese Gebilde als Anlage der Fortpflanzungsorgane, konnte dieselben aber nicht weiter zurückverfolgen. Ich kann also auch nicht angeben, welchem Keimblatt sie entstammen.

Rathke (Nr. 1) fand die Geschlechtsorgane erst einige Zeit nach dem Auskriechen. Er vermuthet ihre Abstammung vom Dottersack. Der einzige Weg, der hier zu sicheren Resultaten führen wird, ist, ausgeschlüpfte Tiere verschiedener Stadien, vom entwickelten zum unentwickelten fortschreitend, auf die Fortpflanzungsorgane zu untersuchen, wo bei der Größe der Elemente sicher leicht auch in histogenetischer Hinsicht schöne Erfolge zu erzielen wären.

Litteraturverzeichnis.

Nr. 1. **H. Rathke**, Über die Bildung und Entwicklung des Flufskrebses. Leipzig 1829.

Nr. 2. **van Beneden und Bessels**, Mémoire sur la formation du Blastoderme chez les Amphipodes, les Lernéens et les Copepodes. Mém. cour. et Mém. de sav. étr. publ. par l'Acad. royale de Belg., T. 34. 1870.

Nr. 3. **A. Lereboullet**, Recherches d'Embryologie comparée sur le développement du Brochet, de la Perche et de l'Écrevisse. Paris 1862.

Nr. 4. **H. Reichenbach**, Die Embryonalanlage und erste Entwicklung des Flufskrebses. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 29.

Nr. 5. **J. Schütz**, Über den Dotterkern. Dissertation. Bonn 1882.

Nr. 6. **H. Ludwig**, Über die Bildung des Blastoderms bei den Spinnen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 26.

Nr. 7. **N. Bobretzky**, Abhandlung über die Entwicklung von *Astacus* und *Palaemon*. Kiew 1873. (Russisch.)

Nr. 8. **Hofmann und Schwalbe**, Jahresbericht. Bd. 2. 1875. Referat von Hoyer über Nr. 7.

Nr. 9. **E. Haeckel**, Die Gastrula und die Eifurchung der Tiere. Jen. Zeischr. f. Naturw. Bd. 2. 1875.

Nr. 10. **J. Sachs**, Über die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzenteilen. Arb. d. botan. Instit. in Würzburg. Bd. 2. Heft 1 und 2.

Nr. 11. **A. Rauber**, Neue Grundlegung zur Kenntnis der Zelle. Morphol. Jahrb. Bd. 8.

Nr. 12. **F. M. Balfour**, Handbuch der vergl. Embryologie. Deutsch von B. Vetter. Jena 1880.

Nr. 13. **N. Bobretzky**, Zur Embryologie von *Oniscus murarius*. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 24.

Nr. 14. **A. Kowalevsky**, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. Pétersbourg. Série VII. Vol. XII. 1871.

Nr. 15. **V. Graber**, Die Insekten. Naturkräfte. Bd. 22.

Nr. 16. **O. Bütschli**, Die Entwicklungsgeschichte der Biene. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 20.

Nr. 17. **O. und R. Hertwig**, Die Coelomtheorie. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 15. Neue Folge. Bd. 8.

Nr. 18. **O. Hertwig**, Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 15. Neue Folge. Bd. 8.

Nr. 19. **A. Dohrn**, Notizen zur Kenntnis der Insektenentwicklung. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 26.

Nr. 20. **A. Weismann**, Die Entwicklung der Dipteren. Leipzig 1864.

Nr. 21. **Zool. Jahresbericht**, herausgegeben von der zool. Station zu Neapel.

Nr. 22. **A. Dohrn**, Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Arthropoden. Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. 19.

Nr. 23. **G. Zaddach**, Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau der Gliedertiere. Heft 1. Berlin 1854.

Nr. 24. **A. Kowalevsky**, Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 13.

Nr. 25. **E. Metschnikoff**, Embryologische Studien an Insekten. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 16.

Nr. 26. **E. Metschnikoff.** Embryologie der doppelfüssigen Myriopoden. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 24.

Nr. 27. **B. Hatschek,** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Anneliden. Sitzungsber. der K. Akad. d. Wissensch. zu Wien. 1. Abt. Bd. 74. 1876.

Nr. 28. **R. Leuckart,** Die menschlichen Parasiten. Leipzig 1863. Bd. 1.

Nr. 29. **R. S. Bergh.** Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Blutegel. Zool. Anz. 1884. Nr. 160.

Nr. 30. **B. Hatschek,** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 11. 1877.

Nr. 31. **T. H. Huxley,** Der Krebs. Eine Einleitung in das Studium der Zoologie. Leipzig 1881.

Nr. 32. **W. Schimkewitsch,** Einige Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte des Flufskrebses. Zool. Anz. Bd. 8. Nr. 195.

Nr. 33. **Paul Mayer,** Zur Entwicklungsgeschichte der Decapoden. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 11.

Nr. 34. **C. Semper,** Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere. Arb. a. d. zool.-zoot. Instit. in Würzburg. Bd. 3. 1876—77.

Nr. 35. **E. Metschnikoff,** Untersuchungen über die mesodermalen Phagocyten einiger Wirbeltiere. Biol. Centralbl. Bd. 3. 1884.

Nr. 36. **K. R. Krieger,** Über das Centralnervensystem des Flufskrebses. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 33.

Nr. 37. **F. Leydig,** Vom Bau des tierischen Körpers. 1864.

Nr. 38. **M. J. Dietl,** Untersuchungen über die Organisation des Gehirns wirbelloser Tiere. Sitzungsber. der K. Akad. d. Wissensch. zu Wien 1878.

Nr. 40. **J. Young,** On the head of the Lobster. Journ. Anat.-Phys. Vol. 14. 1880.

Nr. 41. **C. Claus,** Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems. Wien 1876.

Nr. 42. **H. Ayers,** On the development of *Oecanthus niveus* and its Parasite, Teleas, Mem. Bost. soc. Nat. Hist. Vol. III.

Nr. 43. **N. Kleinenberg,** The development of the Earthworm. Quart. Journ. of Micr. Soc. Vol. 19. 1879.

Nr. 44. **B. Hatschek,** *Protodrilus Leuckarti.* Arb. d. Zool. Inst. Wien. Bd. 3. Heft 1.

Nr. 45. **B. Hatschek,** Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arbeiten a. d. Zool. Inst. Wien 1878.

Nr. 46. **A. Dohrn,** Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Arthropoden. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 20.

Nr. 47. **E. Claparède,** Zur Morphologie der zusammengesetzten Augen bei den Arthropoden. Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. 10.

Nr. 48. **A. Weismann,** Die nachembryonale Entwicklung der Musciden. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 14.

Nr. 49. **J. Carrière,** Die Sehorgane der Tiere. München und Leipzig 1885.

Nr. 50. **H. Grenacher,** Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879.

Nr. 51. **V. Graber,** Vorläufige Ergebnisse über vergleichende Embryologie der Insekten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 15. 1878.

Nr. 52. **O. Bütschli,** Über eine Hypothese bezüglich der phylogenetischen Herleitung des Blutgefäfsapparates eines Teils der Metazoen. Morph. Jahrb. Bd. 8.

Nr. 53. **W. Schimkewitsch,** Über Herzbildung. Zool. Anz. Nr. 186 und 198.

Nr. 54. **A. Korotneff,** Die Embryologie von *Gryllotalpa.* Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 41.

Übersicht des Inhalts.

Seite

Vorwort I

Einleitung 1

I. Teil.

Blastoderm, Keimblätter und Embryonalanlagen 4

Erster Abschnitt.

Die Eihüllen, der Nahrungsdotter und das Blastoderm (*Blastophaera*) 4

Zweiter Abschnitt.

Die Entwicklung der Keimblätter, die Bildung des Keimstreifens und die ersten Anlagen der Organsysteme 9

Stadium A. Embryo mit Entodermscheibe, Mesodermkeim, Kopflappen und Thorakoabdominalplatten 10

Stadium B. Embryo mit halbkreisförmiger Gastralfurche 13

Stadium C. Embryo mit ringförmiger Gastralfurche 15

Stadium D. Embryo mit herzförmiger Bauchplatte und im Schliefsungsprozefs befindlichem Urmund 18

Stadium E. Embryo mit angelegten Mandibeln 25

Stadium F. Embryo mit den Naupliusextremitäten 28

Dritter Abschnitt.

Litteraturangaben, Vergleiche und Allgemeines 37

II. Teil.

Entwicklung der Leibesformen und der Organsysteme 46

Erster Abschnitt.

Entwicklung der Leibesformen 46

Stadium G. Embryo mit angelegten Kaufüfsen 47

Stadium H. Embryo mit angelegten Gehfüfsen 51

Stadium J. Embryo mit angelegten Abdominalfüfsen 53

Stadium K. Embryo mit stark entwickeltem Augenpigment 55

Stadium L. Der ausgeschlüpfte Embryo 57

Litteraturangaben und Vergleiche 58

Zweiter Abschnitt.

Seite

Über die Derivate des Ectoderms 61
1. Die äufsere Haut 61
2. Die Entwicklung des Nervensystems 64
Litteraturangaben und Vergleiche 81
3. Die Entwicklung der Augen und der Gehörorgane 85
a) Das Auge 85
Litteraturangaben und Vergleiche 94
b) Das Gehörorgan 96
4. Die Kiemen 97
5. Die grüne Drüse 97
6. Der Hinterdarm 98
7. Der Vorderdarm 100

Dritter Abschnitt.

Über die Derivate des inneren Keimblattes 101
Der Mitteldarm und die Leber 101
Litteraturangaben und Vergleiche 111

Vierter Abschnitt.

Über die Derivate des Mesoderms und die Fortpflanzungsorgane 113
1. Herz, Gefäfse und Blut 113
2. Muskulatur und Bindegewebe (Leibeshöhle) 118
3. Die Fortpflanzungsorgane 120

Litteraturverzeichnis 123

Erklärung der Tafeln 127

Erklärung der Tafeln.

Durchgehende Figurenbezeichnungen.

a . . . . bezeichnet in Fig. 218 die Stelle, wo die Zeichnung in Fig. 231 entnommen ist.
a. a . . . Antennenarterie.
a. a. i . . . untere Abdominalarterie.
a. a. s . . . obere Abdominalarterie.
a. c . . . . Flügel des Herzens, welche dasselbe mit den Wänden des Pericardialsinus verbindet.
a. g . . . . Magenarterie.
a. h . . . . Leberarterie.
a. o . . . . Augenarterie.
a. st . . . Sternalarterie.
A . . . . After.
AB . . . . Afterbucht.
Abd . . . Abdomen.
Abdr. IV . . Abduktor der Mandibel.
Addr. IV . . Adduktor „ „
AM . . . . Augenmuskel.
AW . . . Aufsenwand der Augenfalte.
B . . . . Blutzellen.
Bg . . . . Blutgefäfs.
Bh . . . . Blastodermhaut.
Bi . . . . Bindegewebe.
Bi. B . . . Bindegewebsbalken.
Bl . . . . Blastoderm.
bc . . . . Branchiocardiacalfurche.
ch . . . . Chorion.
cpk . . . . Cardiopylorikalklappe.
C . . . . Centralkörper.
CM . . . . Cardiacalteil des Magens.
Co . . . . Cornea.
Cu . . . . Cuticula.
D . . . . Übergangsstelle des Mitteldarms in den Hinterdarm.
DB . . . . Dotterballen im Innern von Entodermzellen.
DE . . . Epithel des Mitteldarms.
Do . . . . Dotter.
DP I . . Primäre (Rathke'sche) } Dotterpyramiden.
DP II . . Sekundäre }
E . . . . Extremität.
E I—XX . . Extremität im Segment I—XX.
Ect. . . . Ectoderm.
Ect. P . . . Ectodermpfeiler.
EK . . . . Ectodermkerne.
Ent. . . . Entoderm.
Ent. I . . . dorsaler Teil des Entoderms, der vorzugsweise den Dotter aufnimmt.
Ent. F . . Entodermfalte.
Ent. H . . Entodermhügel = Entodermscheibe.
Ent. P . . Entodermplatte.
Ent. S . . . Entodermsäckchen.
F . . . . Fasersubstanz des Nervensystems = „Punktsubstanz“ Leydig.
FS . . . . Fasersubstanz der seitlichen Hirnanschwellung.
FV . . . . Fasersubstanz der vorderen Hirnanschwellung.
g. D . . . Grüne Drüse.
g. DA . . . Ausführgang der grünen Drüse.
g. DM . . . Mündung der grünen Drüse.
G . . . . Ganglienanlage.
G I—XX . . Ganglienanlage im Segment I—XX.
G. a. s . . . äufsere seitliche Hirnganglien.
G. i. s . . . innere „ „
G. d . . . dorsale Hirnganglien.
Gen. . . . Fortpflanzungsorgane.
GK . . . . Ganglienkugeln.

Gl . . . . Gastrolith (Magenstein).
Gl. T . . . Gastrolithentasche.
GM. . . . Gastrulamund.
Go . . . . Ganglion opticum = *G* I.
H . . . . Herz.
HD. . . . Hinterdarm.
Hm . . . . Haftmembran.
HN. . . . Hörnerv.
Hs . . . . Hörsäckchen.
Ht . . . . Haut.
IW. . . . Innenwand der Augenfalte.
Ki . . . . Kiemen.
Ki. H . . . Kiemenhöhle.
KK. . . . Krystallkegelzellen.
KKn . . . Kerne der Krystallkegelmutterzellen.
KK I . . . die eigentlichen Krystallkegel.
KL . . . . Kopflappen.
KZ . . . . Knospungszone.
k . . . . Kernkörperchen.
Lb . . . . Lippe.
Le . . . . Leber.
$Le_{1\ 2\ 3}$ . . Vordere, mittlere, hintere Leberlappen.
LZ . . . . Leberzellen.
Lh . . . . Leibeshöhle.
m . . . Sekundäre Mesodermzellen.
m. e. . . . Sekundäre Mesodermzellen im Innern von Entodermzellen.
m. z. . . . Mittelzahn im Kaumagen.
Md . . . . Mund.
MD . . . Mandibeln.
MD_1 . . . vordere Aussackungen des Mitteldarms.
MD_2 . . . unpaarer Mitteldarmabschnitt.
MD_3 . . . dorsaler Mitteldarmblindsack.
Mr . . . . Mundrand.
Mes. . . . Mesoderm.
MS . . . . Mittelstrangteil des Nervensystems.
Mu . . . . Muskel.
Mu. e . . . Extensoren des Abdomens.
Mu. f . . . Flexoren „ „
$Mu.\ M_1$ . . vorderer Magenmuskel.
$Mu.\ M_2$ . . hinterer „
N . . . . Nerv.
Oe . . . . Öl- oder Fetttröpfchen.
Oes . . . . Oesophagus.
OSG . . . Oberschlundganglion.
pc . . . . Pericardium.
pcs . . . . Pericardialsinus.
pk . . . . Pylorusklappe im Vorderdarm.
P . . . . Pseudopodien der Entodermzellen.
Pg . . . . Pigment.
Pg. e . . . ectodermales Pigment.
Pg. m . . . mesodermales „
Pr . . . . Protoplasma.
R . . . . Medianrinne.
Rl . . . . Retinula.
Rm . . . . Rhabdom.
st. s . . . . Sternalsinus.
s. z . . . . Seitenzähne im Kaumagen.
S . . . . Serum (Blutserum).
S_1 . . . . Serumartige Substanz im Innern des Mitteldarms.
SC . . . . Schlundkommissur.
Se . . . . Sehne.
S. Ent. F. . seitliche Entodermfalte.
SK . . . . Semper'sche Kerne.
SS . . . . Seitenstrangteil des Nervensystems.
St . . . . Stirnstachel.
t . . . . . Telson.
Th . . . . Thorax.
Th. Abd . . Thorakoabdominalanlage.
Th. Abd. F . Thorakoabdominalfalte.
Th. S . . . Thorakalschild.
U . . . . Umbiegung des Thorakoabdomens.
v . . . . . Vakuolen.
v. Ent. F. . vordere Entodermfalte.
h. Ent. F. . hintere „
VD . . . . Vorderdarm.
w . . . . Segmentwülste.
w. D . . . Elemente des weifsen Dotters.
WZ . . . Wanderzellen.
Z . . . . Zusammenhang der Leberanlagen mit den dotterhaltigen Entodermzellen.

Die römischen Ziffern I—XX bezeichnen die Segmente.

Die blauen, ausgezogenen Linien auf Taf. I[a], II[a], III[a] und IV[a] auf der linken Hälfte der Figuren geben die Lage der Längs- und Querschnitte an, welche auf Taf. V—XIV gezeichnet sind. Die arabischen Ziffern, die da, wo diese Linien enger beieinander stehen, nur von fünf zu fünf angegeben sind, verweisen auf die Nummer derjenigen Figur, welche den betreffenden Schnitt darstellt. Nur in besonderen Fällen sind die Schnitte vollständig abgebildet.

Bei allen Längsschnitten, mit Ausnahme von Fig. 217, ist links die vordere und rechts die hintere Region. Auf allen Flächenansichten und Schnitten ist die Neuralseite nach oben gerichtet.

Auf den Taf. V—XIV ist rechts oben das Stadium angegeben, dem die betreffenden Zeichnungen entnommen sind. Ausnahme: Fig. 66 auf Taf. VIII gehört zu Stadium F, Fig. 232 auf Taf. XIV zu Stadium K.

Die Vergrösserungen sind bei jeder Figur in Klammern beigefügt.

Der Dotter ist überall durch gelben Ton angedeutet. Die weifsen Lücken im Dotter waren im frischen Zustand mit Fetttröpfchen gefüllt, welche durch die Behandlung gelöst wurden.

Tafel I.

Fig. 1. Stadium A. Embryo mit Entodermscheibe, Mesodermkeim und Thorakoabdominalplatten.

Die Zeichnung, wie alle weiteren Flächenansichten, enthält nur einen flachen Kugelabschnitt mit der Embryonalanlage. Der Dotter ist gelb, Protoplasma und Kerne nebst Zellgrenzen sind rot, so dafs die Figur die durch Härten, Tingieren und Aufhellen sich ergebenden mikroskopischen Bilder wiedergibt. Das Gleiche gilt bis Fig. 11. Die karyokinetischen Figuren (Mitosen) sind meist im Stadium der Tochtersterne etwas schematisiert angegeben.

Fig. 2—4 siehe Taf. II.

Fig. 5 u. **6** stellen die hinteren Abschnitte von Embryonen dar, welche sich auf einem zwischen D und E liegenden Entwicklungsstadium befinden. Sie veranschaulichen insbesondere den Schliefsungsprozefs des Urmundes.

Tafel I[a].

Fig. 1[a], 5[a] u. **6[a]** enthalten die Figurenerklärungen und Angaben der Schnittrichtungen für die Embryonen der Taf. II. In Fig. 4[a] ist eine Linie mit zwei arabischen Zahlen (38 und 40) bezeichnet, weil derselbe Schnitt bei zwei verschiedenen Vergröfserungen dargestellt ist. Nur die Kerne sind gezeichnet, die aber ein genügend klares Bild zusammensetzen. Die blau punktierte, krumme Linie *Ent. S* in Fig. 5[a] und 6[a] deutet die Ausbreitung des Entoderms im Dotter an.

Tafel II.

Fig. 2. Stadium B. Embryo mit halbkreisförmiger Gastralfurche.

Der Kugelabschnitt ist nur soweit gezeichnet, als die Embryonalanlage in Betracht kommt. Die Entodermscheibe beginnt in den Dotter zu sinken. Kopflappen und Thorakoabdominalplatten haben sich einander genähert.

Fig. 3. Stadium C. Embryo mit ringförmiger Gastralfurche.

Die Entodermscheibe ist tiefer eingesunken und erscheint heller, weil sie Dotter verdrängt und bei durchfallendem Licht gezeichnet wurde. Die Thorakoabdominalscheiben haben sich in ihrer hinteren Region vereinigt.

Fig. 4. Stadium D. Embryo mit herzförmiger Bauchplatte und im Schliefsungsprozefs befindlichem Urmund.

Die Gastralhöhle erscheint hell aus demselben Grund wie bei Fig. 3. Die Thorakoabdominalanlage hebt sich beträchtlich hervor.

Fig. 5 u. **6** siehe Taf. I.

Fig. 7. Stadium E. Embryo mit angelegten Mandibeln.

Das Thorakoabdomen hat bestimmtere Umrisse bekommen. Im vorderen Teil desselben liegt die grofszellige Knospungszone. Aufser den Mandibeln erkennt man die beiden Fühlerpaare leicht angedeutet. In den Augenanlagen ist die Einstülpung sichtbar. Zwischen denselben befindet sich die Lippenanlage.

Tafel II[a].

Fig. 2[a], 3[a], 4[a] u. **7[a]** enthalten die Figurenbezeichnungen zu Taf. I. Die blauen, punktierten Linien in Fig. 3[a], 4[a] und 7[a] deuten die Ausbreitung des Entoderms im Dotter an.

Auch hier sind nur Kerne gezeichnet, wie auf Taf. I[a].

Tafel III.

Fig. 8. Embryo auf einer zwischen Stadium E und F befindlichen Entwicklungsstufe. Mund und After, resp. Vorder- und Hinterdarm sind angelegt; die vorderen Fühler sind weiter entwickelt, während die hinteren etwas zurückbleiben.

Die ersten Spuren des Nervensystems sind sichtbar. Um das Thorakoabdomen zieht die Thorakalschildfalte.

Fig. 9. Stadium F. Embryo mit den Naupliusextremitäten.

Alle in Fig. 8 andeutungsweise vorhandenen Neubildungen sind schärfer ausgeprägt. Die leicht durchscheinenden, dickeren Kerne unter der Embryonalanlage und in ihrer unmittelbaren Umgebung gehören den grofsen Entodermzellen an.

Die Zellgrenzen sind nur noch in den äufseren Regionen der Zeichnung angegeben, da sie bei der benützten Vergröfserung an den dichter stehenden Elementen nicht mehr sichtbar sind. Die karyokinetischen Figuren (Mitosen) sind von Fig. 8 an weggelassen; sie sind auch weniger häufig und schwieriger zu finden. In den Augenanlagen beginnen bereits charakteristische Zellgruppen sich zu sondern.

Fig. 10. Stadium G. Embryo mit angelegten Kaufüfsen.

Das Thorakoabdomen beginnt die Neuralseite der vorderen Segmente zu verdecken.

Die Telsonanlage mit ihrer Spalte, in der der After liegt, ist begrenzt durch die Knospungszone, welche hier sehr deutlich zu erkennen ist. Die Thorakalschildfalte hat sich weiter ausgebreitet. Fühler und Mandibeln ragen weit hervor. Ebenso die Lippe. Gehirn und Ganglienkette lassen sich gut unterscheiden.

Die Entodermkerne, zu maulbeerartigen Häufchen gruppiert, schimmern durch. Die hellen Partien in der Mitte der Bauchplatte erklären sich durch Aufzehren des Dotters seitens der Entodermzellen und durch Anhäufung von Serum, welches sich blafsrot färbt.

Fig. 11. Stadium H, Embryo mit angelegten Gehfüfsen.

Sämtliche Segmente sind vorhanden. Die Knospungszone ist verschwunden. Das umgeschlagene Abdomen erreicht beinahe die Lippe. Das Gehirn zerfällt in vier Ballen. Die Augen lassen die sie zusammensetzenden Faktoren in der Hauptsache erkennen und ragen, wie die Extremitäten, weit hervor. Vorderdarm und Hinterdarm schimmern leicht durch. Ebenso die grüne Drüse. Die Thorakalschildfalte ist weiter vorgeschritten. Vorn erkennt man Blutgefäfse. Die helleren Partien erklären sich wie in Fig. 10.

Zellgrenzen lassen sich von der Fläche aus nur bei starken Vergröfserungen erkennen.

Tafel III a.

Fig. 8—11 enthält die Figurenbezeichnungen und Angaben der Schnittrichtungen für die Embryonen der Taf. III. In Fig. 9 a ist ein Längsschnitt mit 66 und 73 bezeichnet, weil er in den bezüglichen Figuren zweimal bei verschiedener Vergrößerung gezeichnet ist. Das Gleiche gilt für Fig. 10 a, Nr. 143 und 146.

Tafel IV.

Fig. 12. Stadium J. Embryo mit angelegten Abdominalfüfsen.

Der bisherige Modus der Darstellung ist insofern verlassen, als die Kerne nicht mehr berücksichtigt wurden. Die ganze Bauchplatte ist vom Dotter lospräpariert, um durchsichtig gemacht werden zu können; das Thorakoabdomen ist zurückgeschlagen und losgeschnitten; die letzten vier Gehfufspaare hängen noch an demselben, während die grofsen Scheren an dem andern Teil sich befinden.

Die Vergröfserung von früher ist beibehalten. Die Figur zeigt besonders gut die Augen, das Gehirn und die Ganglienkette. In letzterer lassen sich Seiten- und Mittelstrangportionen unterscheiden. Im hinteren Teil des vorderen Abschnitts ist der optische Querschnitt des Hinterdarms, der hier umbiegt, zu erkennen. Derselbe ist auch in dem Thorakoabdomen vorhanden. Auch das Herz ist auf beiden Teilen zu sehen. Die Lippe ragt weit nach hinten. Stirnstachel und Thorakalschildfalten umgrenzen den vorderen Abschnitt der Figur.

Tafel IV a.

Fig. 12 a. Skizze eines Embryo vom Stadium J, mit natürlicher Lage des Abdomens, zur Figurenerklärung und Orientierung über die Richtung und Lage der Schnitte auf Taf. XII.

Tafel IV b.

Fig. 10 b. Skizze des Abdomens von der Dorsalseite eines Embryo von einem etwas weiter entwickelten Stadium, als das in Fig. 10, Taf. III dargestellte. Die Knospungszone (*KZ*) ist hier besonders klar zu erkennen. Die einzelnen Zellen stehen in Reihen (trajektorische Kurven).

Fig. 11 u. **12** siehe Taf. III resp. IV.

Fig. 13. Stadium K. Embryo mit stark entwickeltem Augenpigment.

Die Darstellung ist skizzenhaft gehalten und soll lediglich die weitere Entwicklung der äufseren Leibesformen veranschaulichen.

Fig. 14. Skizze des ausgeschlüpften Embryo nach Rathke mit Angabe der Lage der Adduktoren der Mandibeln (*Addr.* IV). *Le* Leber, *Ki* Kiemen, *H* Herz, *t* Telson etc.

Fig. 15. Die letzten Abdominal-Segmente nebst Telson eines ausgeschlüpften Embryo von der Neuralseite Die Anhänge des XX. Segmentes (*E* XX) liegen noch unter der Hypodermis der Telsonplatte. Die Ganglienkette schimmert leicht durch. Der Hautpanzer erscheint glasartig durchsichtig.

Fig. 16. Centraler Schnitt durch einen Embryo nach Vollendung der Blastodermbildung mit Haftmembran (*Hm*), Chorion (*ch*), Blastodermhaut (*Bh*), Blastodermzellen (*Bl*), primären Dotterpyramiden (*DP* I), Elementen des weifsen Dotters (*w. D*) und Centralkörper (*C*).

Fig. 16 a. Sektor eines gleichen Schnittes wie Fig. 16.

Fig. 17. Nicht centraler Schnitt durch einen Embryo wie Fig. 16. Die Dotterpyramiden (*DP* I) sind teils quer, teils schief getroffen.

Tafel V.

Fig. 19. Medianer Längsschnitt durch die Bauchplattenanlage eines Embryo von annähernd gleichem Stadium, wie der in Fig. 1, Taf. I abgebildete. Rechts ist indifferentes Blastoderm, links erscheint die Entodermscheibe (*Ent.*) nebst Mesodermkeim (*Mes.*).

Fig. 20—21. Längsschnitte einer Serie durch die Bauchplattenanlage eines Embryo mit halbkreisförmiger Gastralfurche.

Der Einstülpungsprozefs hat kaum begonnen. Fig. 24 ist der Medianschnitt.

Tafel VI.

Fig. 25—29. Längsschnitte einer Serie durch die Bauchplattenanlage vom Embryo mit noch nicht ganz ringförmiger Gastralfurche. Die Zellmasse (*Ent. F*) im Dotter der Fig. 27 ist der Anschnitt der Entodermfalte. Fig. 29 ist der Medianschnitt.

Fig. 30. Hinterer Teil eines Medianschnittes durch ein etwas weiter entwickeltes Stadium, wie in Fig. 25—29.

Fig. 31. Desgl. mit etwas unregelmässigem Verlauf des Einstülpungsprozesses, so dafs die Entodermscheibe (*Ent. H* = Entodermhügel) schief und flächenhaft getroffen wurde.

Fig. 32 u. **33.** Zwei Querschnitte durch die Gastralfurche des gleichen Stadiums.

Tafel VII.

Fig. 34—39. Längsschnitte einer Serie durch die Bauchplatte vom Embryo mit herzförmiger Bauchplatte und im Schliefsungsprozefs befindlichem Urmund. Fig. 38 ist median und enthält die Urmundöffnung. Im Dotter treten die Elemente des sekundären Mesoderms (*m*) auf. Die Gastralhöhle ist mit feinkörnigem Serum gefüllt.

Fig. 40. Medianschnitt durch den ganzen Embryo vom gleichen Stadium. Die Bauchplatte liegt etwas nach links; der Dotter ist nur durch gleichmäfsigen Ton markiert. Mit Ausnahme der Bauchplattenregion haben die Elemente noch den Charakter der Blastodermzellen.

Fig. 41. Einige Entodermzellen bei stärkerer Vergröfserung, welche schon einige Dotterballen aufgenommen haben und eben im Begriff stehen, mittels Pseudopodien weitere Dottermassen zu ergreifen und in ihr Inneres zu befördern. Die weifsen Lückenräume sind die Stellen, wo früher Öl- und Fetttröpfchen sich befanden; links ist die dem Dotter zugewendete Seite, rechts liegt das Lumen des Urdarms. Auffallend sind die riesigen Entodermkerne.

Fig. 42—53. Querschnitt einer Serie durch die Bauchplatte des gleichen Stadiums. Fig. 46 enthält den Anschnitt des Entodermsäckchens. Die Zellen des letzteren enthalten bereits Dotterballen. Die Mesodermzellen liegen in Serumanhäufungen. Fig. 48—50 zeigt die Anlage des Hinterdarms. *Mes.* primäres, *m* sekundäres Mesoderm.

Tafel VIII.

Fig. 54—65. Querschnitte einer Serie durch die Bauchplatte und das Entodermsäckchen eines Embryo mit angelegten Mandibeln.

In Fig. 56 ist die Augeneinstülpung besonders deutlich.

Fig. 61 enthält die Knospungszone. Alle Entodermzellen sind durch Dotteraufnahme stark gewachsen und drängen auf einander und nach dem Dotter zu.

Fig. 66. Medianschnitt durch den Embryo vom Naupliusstadium.

Fig. 67. Einige Entodermzellen von der ventralen Wand des Urdarmsäckchens nebst ihrer nächsten Umgebung aus dem Naupliusstadium, zur Illustration des wahrscheinlichen Entstehungsprozesses der sekundären Mesodermzellen. Letztere liegen innerhalb und aufserhalb der Entodermzellen und scheinen in verschiedenen Stadien ihrer Metamorphose zu stehen. Die mit *d* bezeichneten haben bereits den Charakter gewöhnlicher Zellen angenommen (Endstadien). Die Kerne in den Entodermzellen sind von riesigen Dimensionen und sind meist in der Mehrzahl, auf einem Häufchen liegend, in einer Zelle anzutreffen.

Tafel IX.

Fig. 68—70. Längsschnitte } von je einer Serie durch die Bauchplattenanlage des Naupliusstadiums (*F*).
Fig. 75—104. Querschnitte }

Fig. 73 ist der Medianschnitt.

Von Fig. 77 an ist der Dotter weggelassen, in den übrigen Figuren ist er nur teilweise angedeutet.

Auf den Längsschnitten erkennt man die Knospungszone (*KZ*). Desgleichen auf den Querschnitten Fig. 96—101. Die Entodermzellen (*Ent.*) wachsen kolossal durch Dotteraufnahme. Die Zahl der sekundären Mesodermzellen (*m*) erreicht ihr Maximum. Der Hinterdarm (*HD*) in Fig. 73 endigt blind.

Die Augeneinstülpung Fig. 78 (*AE*) ist rechts besonders deutlich.

Fig. 85—95 sind aufeinanderfolgende Schnitte durch die kritische Stelle, wo die tiefe Medianeinstülpung im Mandibelsegment sich befindet.

Fig. 102—104 (*H*) ist die Herzanlage.

Von Fig. 87 an ist nur das Ectoderm berücksichtigt. Das primäre Mesoderm ist nur angedeutet, das sekundäre ist weggelassen.

Tafel X.

Fig. 105—110. Längsschnitte einer Serie durch die Bauchplatte eines Embryo mit angelegten Kaufüfsen.

Fig. 105, 106 und 108 enthalten nur die vordere Partie des Schnittes.

Die grofsen Elemente im Ectoderm, mit hellen Kernen versehen, sind die grofsen Ganglienkugeln.

Fig. 107 zeigt besonders die Knospungszone gut (*KZ*).

Das Entoderm beginnt die sekundären Dotterpyramiden zu bilden.

Das Mesoderm ist nicht überall vollständig eingezeichnet.

Fig. 111—145. Querschnitte einer Serie durch den Embryo des gleichen Stadiums.

Das Entoderm ist nur angedeutet oder ganz weggelassen. Ebenso ist nicht überall das Mesoderm und das Ectoderm ausgezeichnet. Die sekundären Mesodermzellen sind nur noch auf einigen Schnitten von den primären zu unterscheiden.

Fig. 111—116 beziehen sich vorzugsweise auf die Augenentwicklung.

Von Fig. 114—124 läfst sich das Oberschlundganglion verfolgen. Die übrigen Ganglien erscheinen auf Fig. 125—141. Charakteristisch sind überall die noch im Ectoderm liegenden Ganglienkugeln mit den grofsen, hellen Kernen. Seiten- und Mittelstrangportionen sind noch nicht differenziert.

Fig. 125 und 126 zeigen die erste Spur der grünen Drüse (*g. D*).

In Fig. 137, 138 und 141 wird der Embryo wegen des umgeschlagenen Abdomens zweimal quergetroffen. Fig. 141 geht nahe durch die Umbiegungsstelle (*U*) des Abdomens. Fig. 144 *Ent. P* Entodermplatte, die zur Leberbilduug verwendet wird.

Fig. 146. Querschnitt durch den ganzen Embryo des gleichen Stadiums in der Gegend des Abdomens. Der Urdarm hat nahezu den ganzen Dotter aufgenommen. Die sekundären Dotterpyramiden zeigen noch ziemlich unregelmäfsige Formverhältnisse und sind entsprechend der Zahl der den Urdarm konstituierenden Entodermzellen in nicht sehr erheblicher Anzahl ausgebildet.

Tafel XI.

Fig. 147—170. Querschnitte durch den Embryo mit angelegten Gehfüfsen.

Fig. 155—158 sind einer andern Serie entnommen. Alle übrigen gehören zu einer und derselben Schnittreihe. Entoderm und Mesoderm sind nicht überall angedeutet.

Fig. 147. *ao* Anlage der Augenarterie,

Fig. 148—152. Entwicklung der Augen und der Sehganglien.

Fig. 152—158. Entwicklung des Oberschlundganglions. In Fig. 152 und 154 (*MS*) der Mittelstrangteil, auf den übrigen Schnitten (*SS*) die Seitenstrangteile.

Fig. 160—167 sind acht lückenlos aufeinanderfolgende Schnitte, um die Seiten- und Mittelstrangteile der Ganglienkette zu demonstrieren.

Fig. 155—158. *g. D* grüne Drüse.

Fig. 158. *g. DM* Ausmündung derselben.

Fig. 160—162. *E* XX die Anhänge des letzten Segments, als Ectodermeinstülpungen auftretend.

Fig. 168—170. *Ent. P* Entodermplatte (Leberanlage).

Fig. 170. *H* Herz etc.

Th. S Thorakalschild

Fig. 171. Medianer Längsschnitt durch den Embryo *in toto* vom gleichen Stadium.

Die Bildung der Dotterpyramiden ist vollendet. Die Zahl derselben hat zugenommen.

Bedeutende Serumanhäufung im Sternalsinus (*st. s.*). Auch im Mitteldarmlumen (*MD*) hat sich Serum gebildet.

Der Hinterdarm (*HD*) endigt blind. Der Vorderdarm (*VD*) desgleichen.

Tafel XII.

Fig. 172—191. Querschnitte einer Serie durch den Embryo mit angelegten Abdominalfüfsen.

Das Entoderm ist meist weggelassen; an vielen Schnitten auch das Mesoderm.

Fig. 172. Schnitt durch die vor den Augen gelegene Region, mit in Bildung begriffenen Blutgefäfsen. Die sekundären Dotterpyramiden erscheinen auf dem Querschnitt. Einige Entodermkerne in der Mitte beweisen, dafs der mit Dotter gefüllte Mitteldarmteil gerade angeschnitten wurde.

S Serum, in ihm zahlreiche Bindegewebselemente (*Bi*) und Blutzellen (*B*).

Fig. 173—175 gehen durch die Augen.

KK Krystallkegelmutterzellen.

AE Augenfalte, von der primären Einstülpung stammend.

Pg Pigment, in der Bildung begriffen.

Go Sehganglien.

Fig. 174—179. Schnitte durch das Oberschlundganglion.

MS Mittelstrang in Fig. 176.

SS Seitenstrangteile.

F Fasersubstanzballen.

Fig. 180—185 sind lückenlos aufeinanderfolgende Schnitte durch die Ganglien der Maxillensegmente. Der Abschnürungsprozefs von der Hypodermis hat begonnen.

Fig. 186—189. Weiter hinten folgende Ganglien.

Auf allen Figuren der vorliegenden Tafel erkennt man die hellen Ganglienkugeln.

Die grüne Drüse (*g. D*) befindet sich auf Fig. 171—179.

Fig. 190. Schnitt durch das Abdomen an der Umbiegung des Hinterdarms (*HD*).

Lh segmentierte Leibeshöhle (?).

Fig. 191. Querschnitt durch die Gegend des Herzens (*H*).

Th. S Thorakalschild mit Bindegewebsbalken (*Bi*).

Fig. 192—193. Längsschnitte durch den Embryo des gleichen Stadiums. Beide sind nicht median. Der letztere ist am weitesten von der Medianebene entfernt.

Lh segmentierte Leibeshöhle, bis in die letzten Segmente zu verfolgen.

Der Mitteldarm zeigt in der Mitte eine tiefe Einsenkung.

st. s Sternalsinus.

Bi Bindegewebe, welches allmählich die einzelnen Organe einschliefst.

Die Ganglienkette ist bereits vom Ectoderm losgetrennt; nur in den hinteren Segmenten besteht noch Zusammenhang.

Tafel XIII.

Fig. 194—200. Aufeinanderfolgende Querschnitte durch den hintern Hirnabschnitt, bei stärkerer Vergröfserung und aus einem Stadium zwischen J und K.

MS Mittelstrang.

SS Seitenstrang.

In Fig. 200 ist der Vorderdarm mit den Magensteintaschen (*Gl. T*) getroffen.

Fig. 201—216. Mehr oder weniger vollständig gezeichnete Querschnitte einer Serie von einem Embryo mit stark entwickeltem Augenpigment.

Fig. 201. Schnitt durch die vor den Augen gelegene Partie.

MD_1 die beiden vorderen Aussackungen des Mitteldarms.

ao die Augenarterie.

Fig. 202. Schnitt durch das Augensegment. Die definitiven Augenbestandteile sind fast vollständig differenziert.

Fig. 203. Schnitt durch die Hirnregion.

HS Hörsäckchen.

m. Z Mittelzahn, *s. Z* Seitenzahn } des Kaumagens.

Gl. T Gastrolithentasche.

Mu. M_1 vorderer, *Mu.* M_2 hinterer } Magenmuskel.

Fig. 204. Schnitt durch die Hirnregion.

HS Hörsäckchen.

MD_2 unpaarer Mitteldarmabschnitt.

VD Vorderdarm.

Fig. 205. Desgleichen.

g. D grüne Drüse.

CM Cardiacalteil des Magens.

Addr. IV Adduktoren der Mandibeln.

Fig. 206. Desgleichen.

Le_1 vordere Leberlappen.

Oes. Oesophagus.

p. K Pylorusklappe.

Fig. 207. Schnitt durch das IV. Segment.

Fig. 208. Schnitt durch das V. Segment. Das letzte Segment des Abdomens ist mitgeschnitten.

E XX Extremitäten des letzten Segmentes, wie eingestülpte Schläuche erscheinend.

Fig. 209. Schnitt durch das XX. Segment.

Fig. 210. Desgleichen.

Mu. f Flexoren
Mu. e Extensoren } des Abdomens.

Fig. 211. Schnitt durch das IX. Segment.

Ki Kiemen; *Ki. H* Kiemenhöhle.

Le_2 mittlere Leberlappen, links geteilt, rechts in Teilung begriffen.

DE Mitteldarmepithel.

MD_3 dorsaler Mitteldarmblindsack.

Fig. 212. Schnitt durch das X. Segment.

Mu. e Extensoren des Abdomens.

D Übergangsstelle des Mitteldarms in den Enddarm.

Fig. 213. Aus dem nächsten Schnitt der Serie, um die erwähnte Übergangsstelle noch deutlicher zu zeigen.

Fig. 214. Schnitt durch das XI. Segment.

Le_3 hintere Leberlappen; die Dotterpyramiden im Zerfall; sie werden von der Leber verdaut.

Fig. 215. Schnitt durch die Herzgegend.

H Herz, vorderer Abschnitt.

D Lumen des Mitteldarms.

Le, Le , Le_3 Leberschläuche, in Teilung begriffen.

p. c. s Pericardialsinus.

Fig. 216. Desgleichen, etwas weiter hinten.

bc Branchiocardiacalfurche.

Tafel XIV.

Mit Ausnahme von Fig. 232, die zu Stadium L gehört, sind alle Figuren dem ausgeschlüpften Embryo entnommen.

Fig. 217. Medianer Längsschnitt durch den reifen Embryo.

HD segmentierter Hinterdarm, der noch nicht mit dem ihm entgegenwachsenden Mitteldarm kommuniziert, während der Vorderdarmdurchbruch erfolgt ist.

Weitere Erklärung siehe durchgehende Figurenbezeichnungen.

Fig. 218. Querschnitt durch die Hirnregion.

Gl Magensteine.

Fig. 219. Querschnitt durch das Gehirn bei stärkerer Vergrößerung. In den Fasersubstanzballen (*F*) sieht man zarte Faserzüge.

G. a. s äußere
G. i. s innere } seitliche Hirnganglien.

G. d dorsale Hirnganglien.

FV Fasersubstanz der vorderen Hirnanschwellung.

Fig. 220. Desgleichen, mit dem Hörorgan (*HS*).

g. D grüne Drüse.

HN Hörnerv.

Fig. 221. Schnitt durch das Basalglied der ersten Antennen mit dem Hörsäckchen (*HS*), aus einem früheren Stadium.

Fig. 222. Querschnitt durch ein Abdominalganglion, um die Abschnürung von Fasersubstanz durch Bindegewebe zu veranschaulichen.

Fig. 223. Längsschnitt durch das Auge, zu Stadium L gehörig. (Siehe durchgehende Figurenbezeichnung.)

Fig. 224. Desgleichen, aus dem reifen Embryo, bei stärkerer Vergrößerung.

Fig. 225. Vier Einzelaugen, stark vergrößert, mit entwickelten Corneafacetten (*Co*).

SK Semper'sche Kerne.

KK I Krystallkegel.

KKn Kerne der Krystallkegelmutterzellen.

Pg. e ectodermales
Pg. m mesodermales } Pigment.

A. w = *Rl* Einzelne Retinulazellen.

Fig. 226. Corneafacetten und Querschnitte durch die Einzelaugen auf verschiedener Höhe.

Fig. 227. Querschnitt durch das Abdomen mit der Anlage der Genitalschläuche (*Gen*).

Fig. 228. Hinterdarm (*HD*) mit Genitalschläuchen (*Gen*).

Fig. 229. Stück der Haut des Rückenpanzers.

Cu Cuticula.

Bi. B Bindegewebsbalken.

B Blutzellen.

WZ mit Dotter beladene Wanderzellen (Phagocyten).

Fig. 230. Stück eines Kiemenfadens.

B Blutzellen.

WZ mit Dotter beladene Wanderzellen (Phagocyten).

Fig. 231. Im Zerfall begriffene, sekundäre Dotterpyramiden aus der mit *a* bezeichneten Gegend der Fig. 228.

B Blutzellen.

WZ Wanderzellen (Phagocyten), mehr oder weniger mit Dotter beladen und im Begriff, den Dotter aufzunehmen.

Fig. 232. Querschnitt eines Leberschlauchs, mit den Zerfallsprodukten der sekundären Dotterpyramiden gefüllt.

LZ Leberzellen.

Fig. 233. Einige Leberzellen bei stärkerer Vergrößerung.

Pg Leberpigment.

v Vacuolen.

Druck von Aug. Weisbrod in Frankfurt a. M.

Fig. 4 a (4/1).

Stad. A.

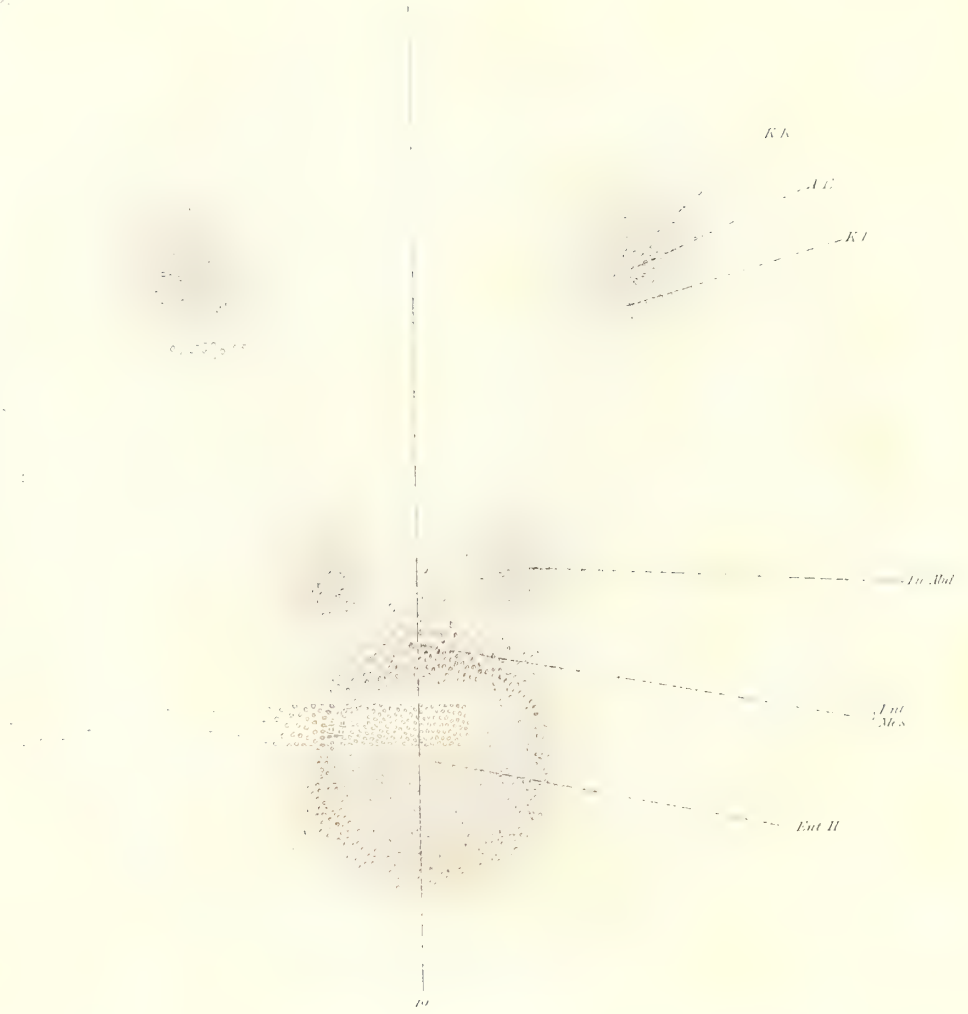


Fig. 5 a (4/1).

Stad. D-E.

Fig. 6 a (4/1).

Stad. D-E.

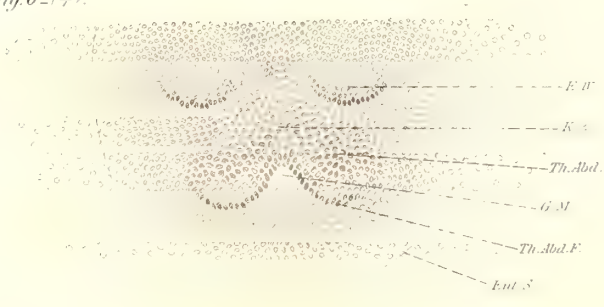


Fig. 1. — Stad. A.

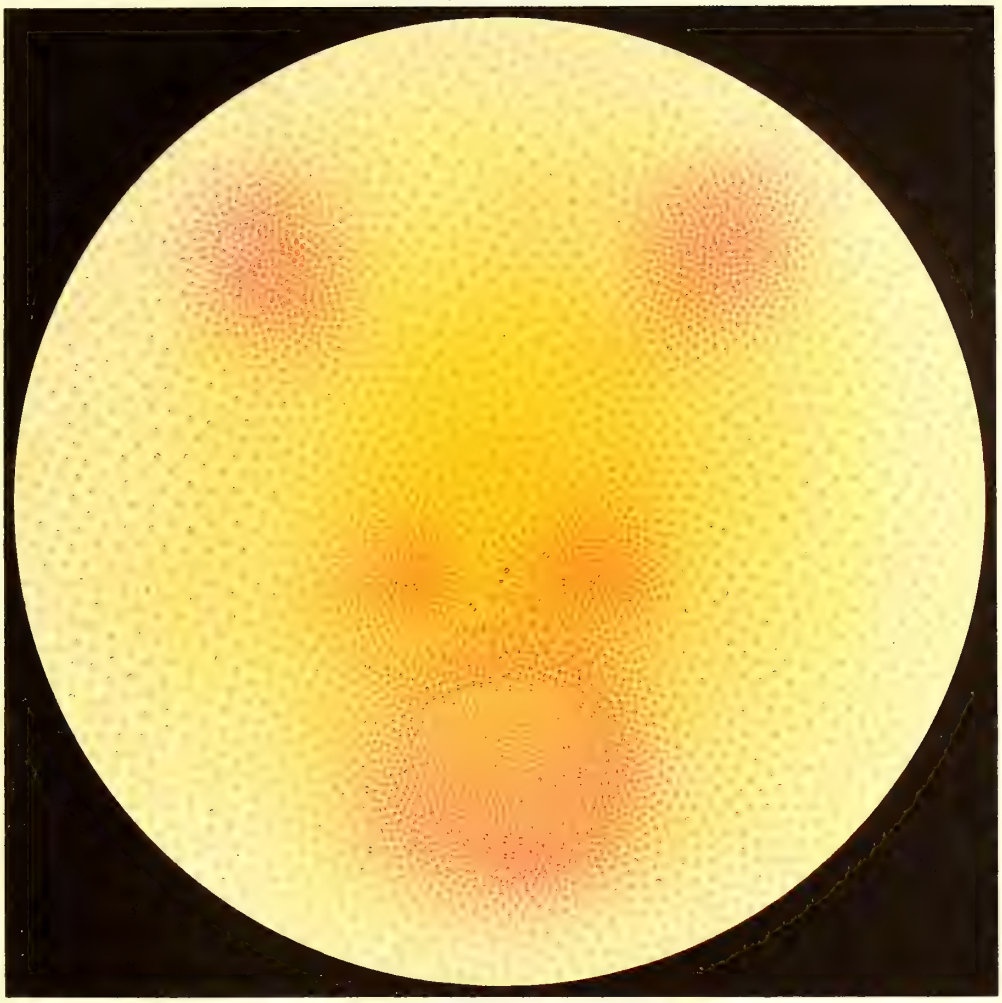


Fig. 5 — Stad. D-E

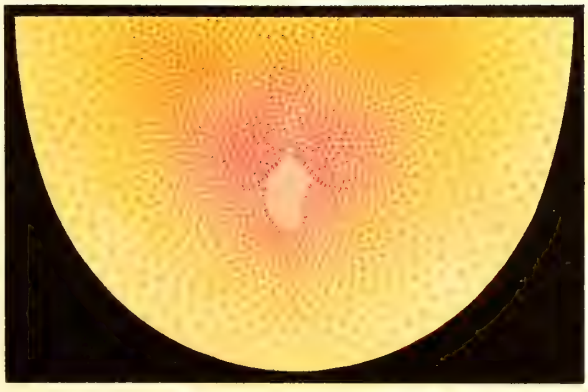
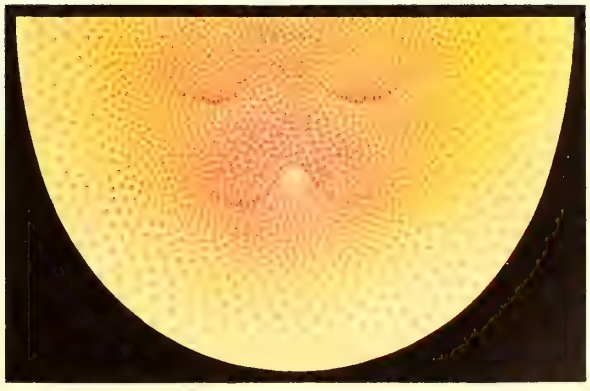


Fig. 6. — Stad D-E.



Reichenbach & Winter del et lith

Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt a/M

Fig. 2^a

Stad. B.

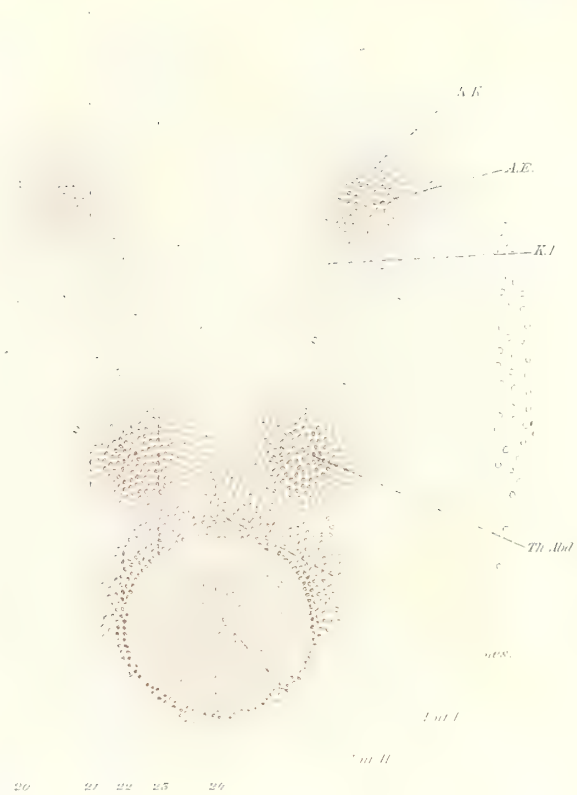


Fig. 3^a

Stad. C.

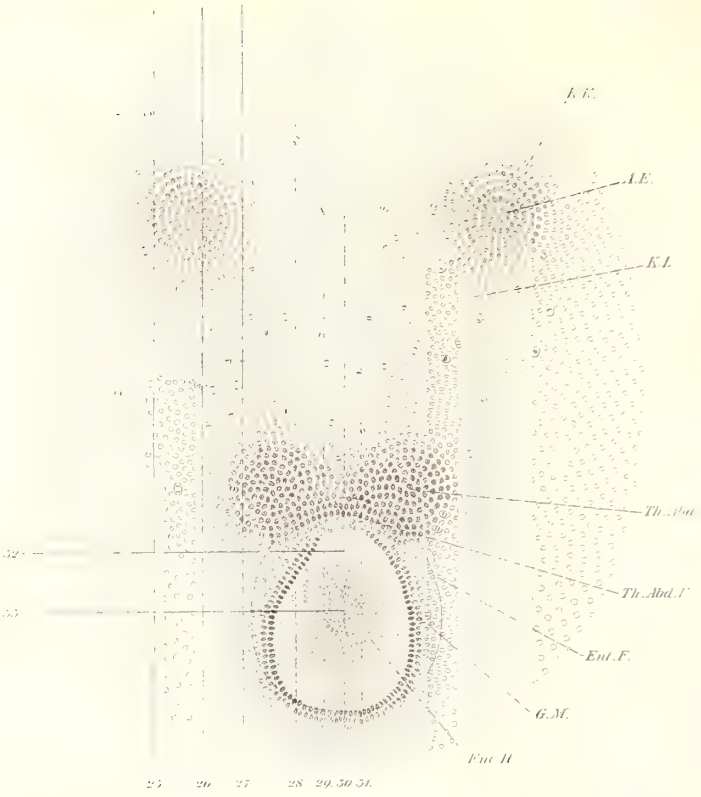


Fig. 4^a

Stad. D.

Fig. 7^a

Stad. E.

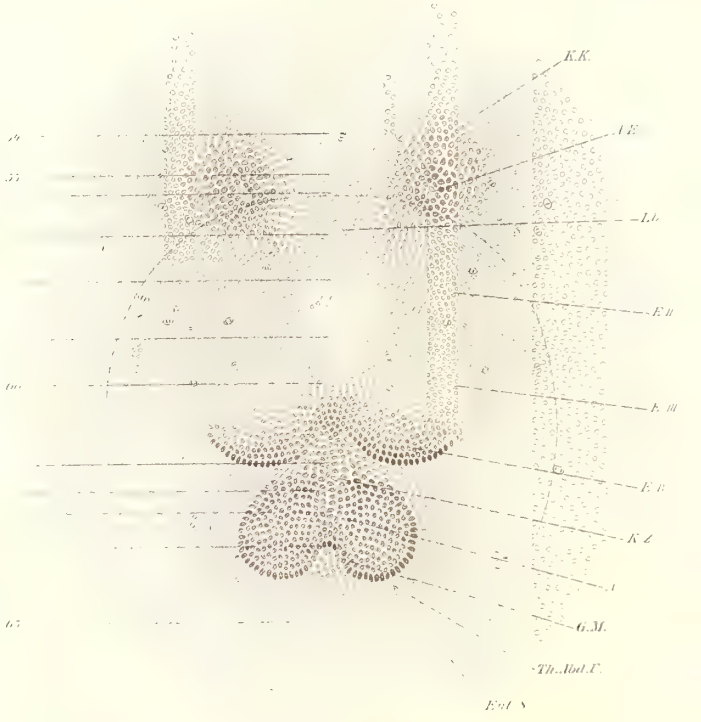


Fig. 2. — Stad. B

Fig. 3. — Stad. C.

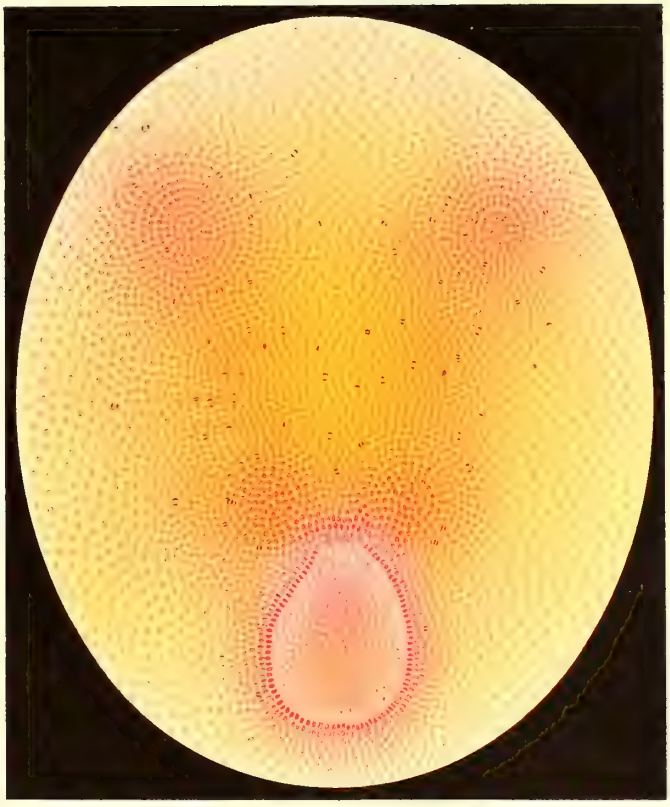
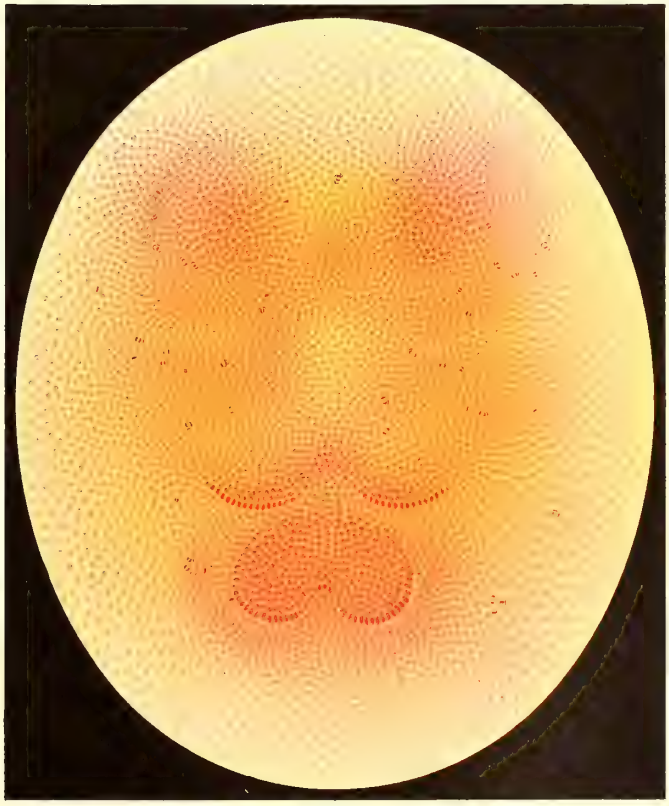


Fig. 4. — Stad. D

Fig. 7. — Stad. E



Reichenbach & Winter del. et lith. Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt a/M.

Stad EF

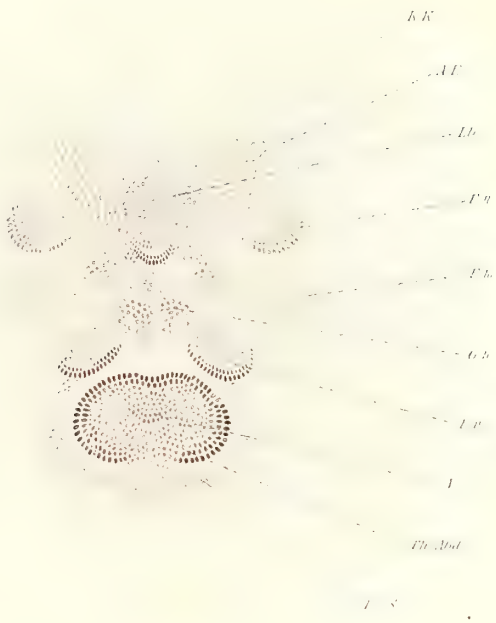
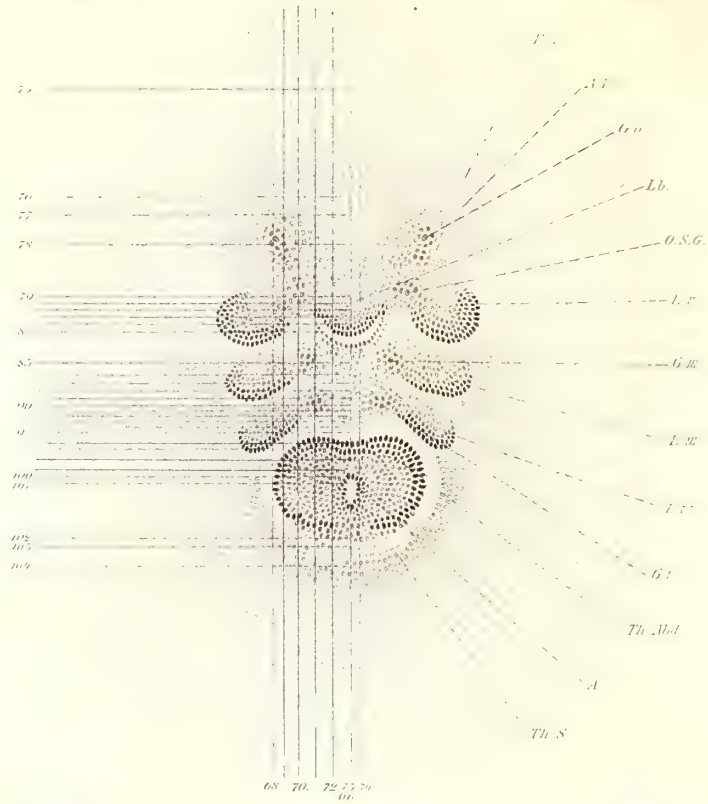


Fig 92

Stad F



Stad G.

Fig 41

Stad. H.

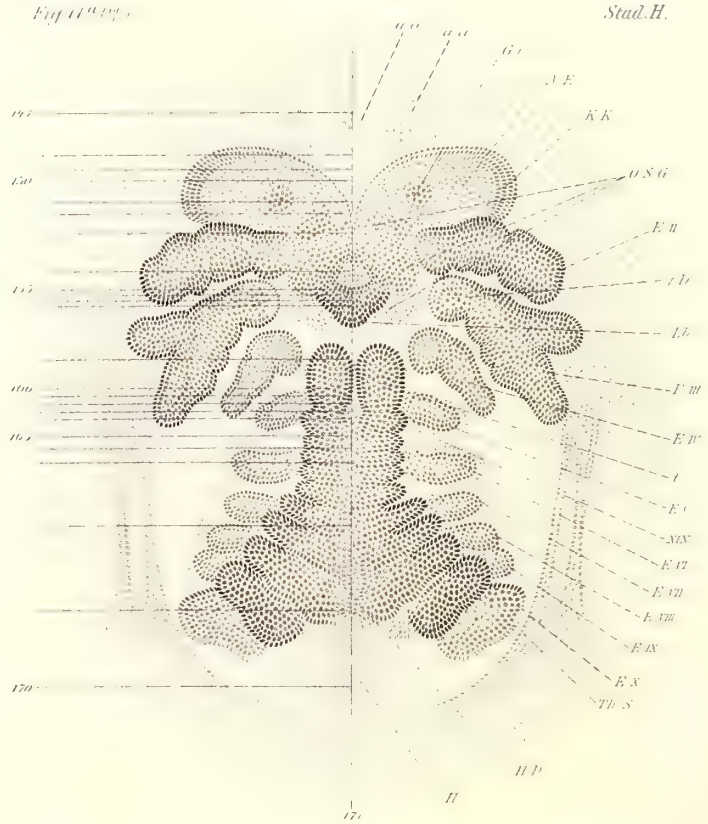


Fig 8 — Stad E-F.

Fig 9. — Stad. F.

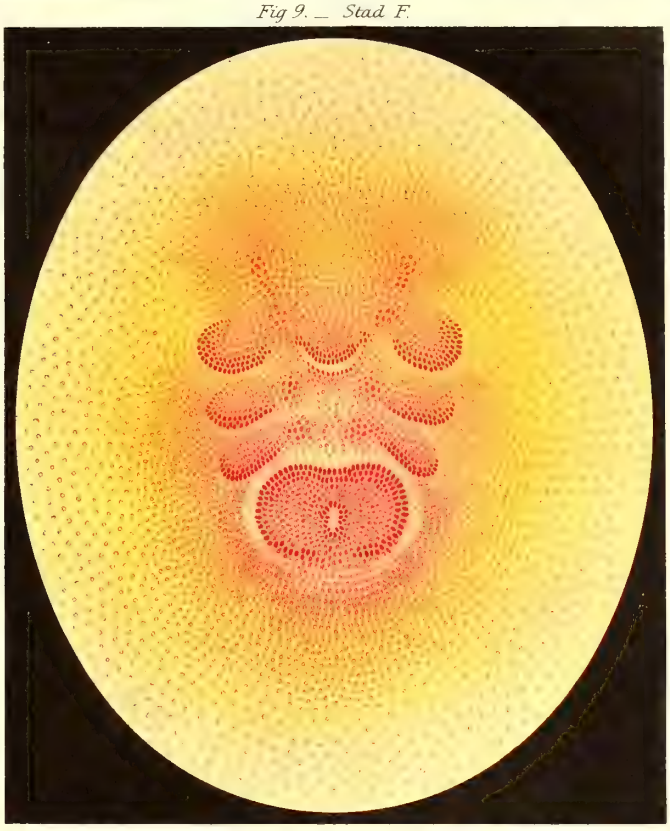


Fig. 10. — Stad. G.

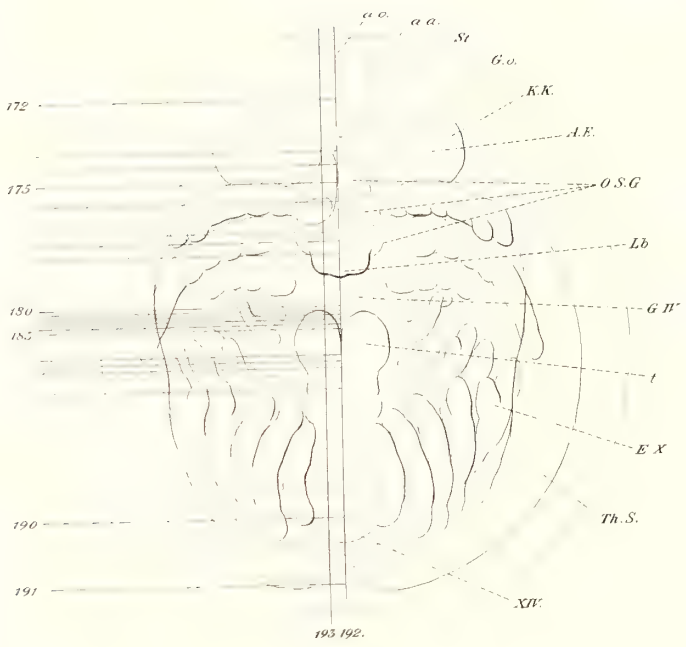
Fig. 11. — Stad. H.

Reichenbach & Winter del. et lith.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.

Fig 12 a (30/1).

Stad. J.



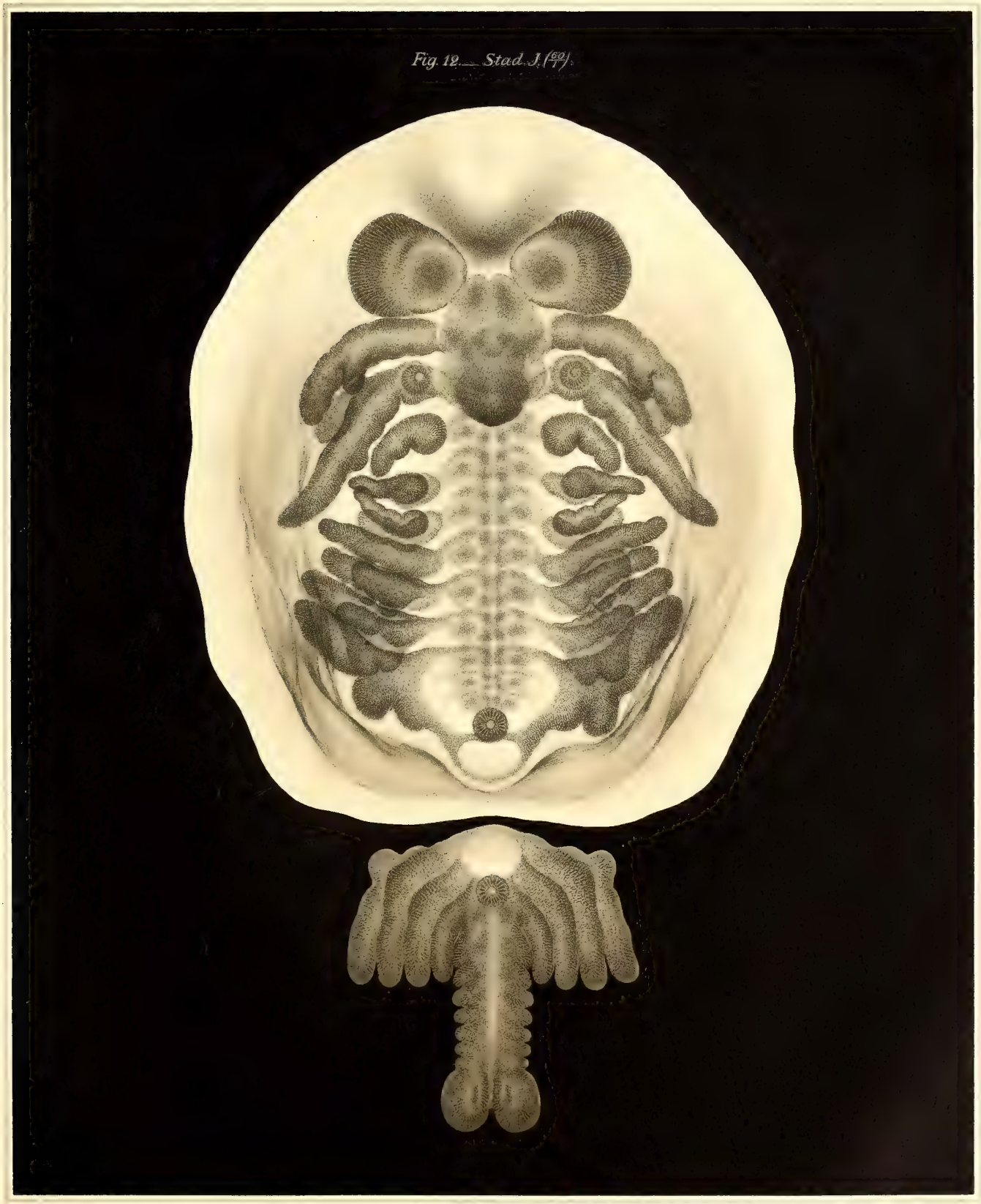


Fig. 12. — Stad. J. ($\frac{60}{1}$).

Fig. 10 b. ($\frac{40}{1}$).

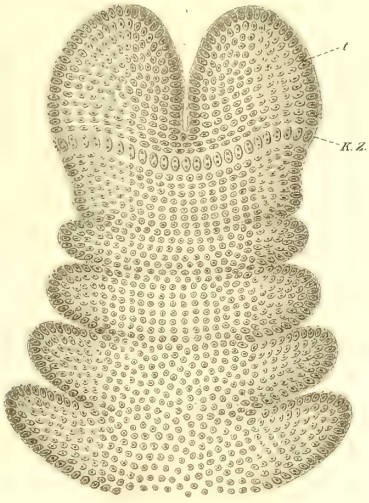


Fig. 13. _ Stad. K. ($\frac{30}{1}$).

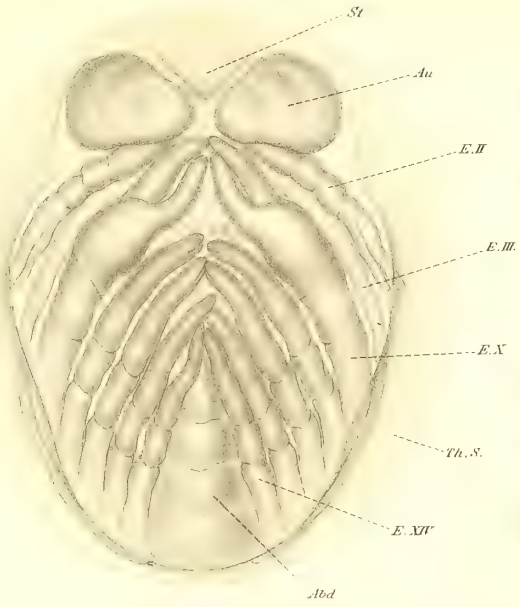


Fig. 15. ($\frac{30}{1}$).

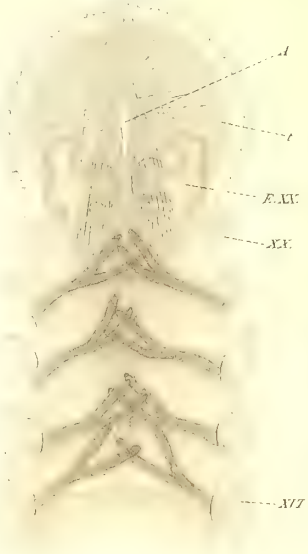


Fig. 14. _ Stad. L. ($\frac{45}{1}$).

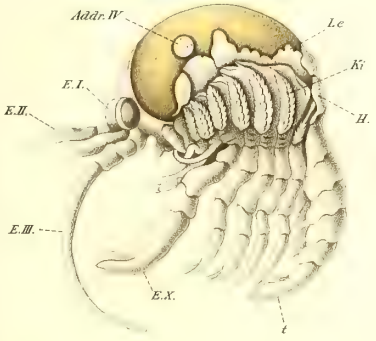


Fig. 17. ($\frac{30}{1}$).

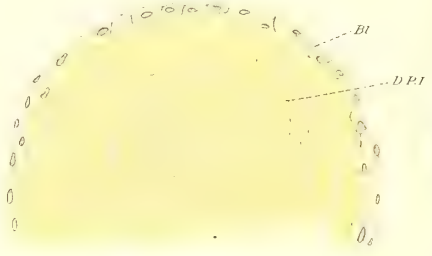


Fig. 16. ($\frac{30}{1}$).

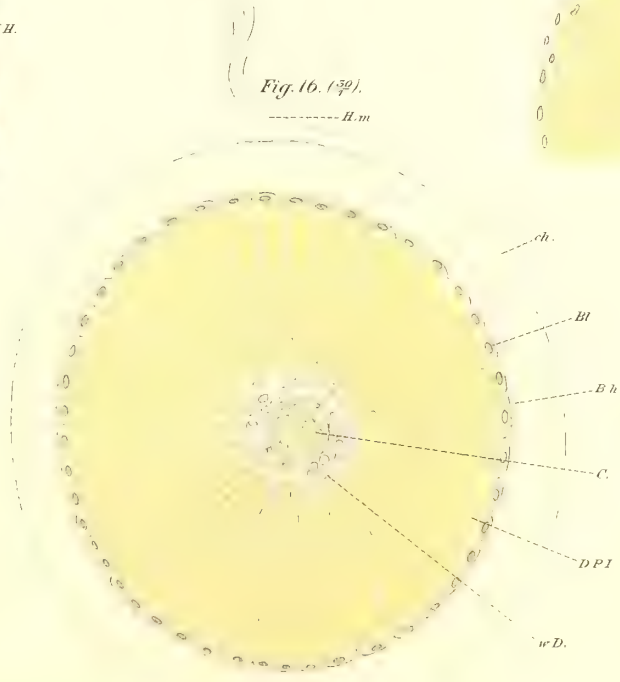


Fig. 18 ($\frac{90}{1}$)

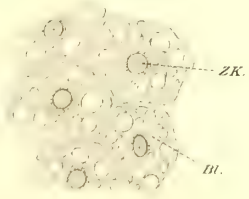
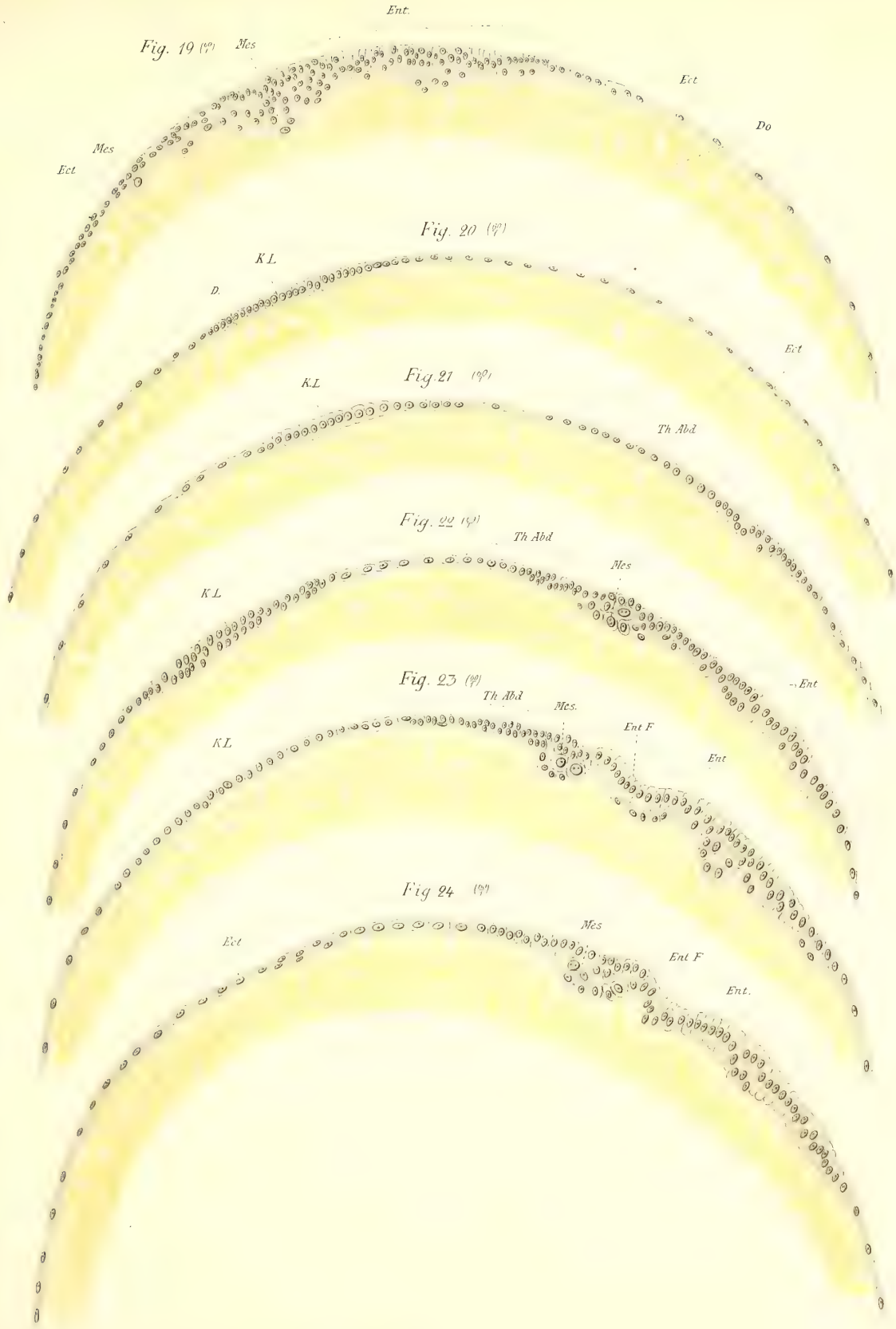


Fig. 16 a. ($\frac{30}{1}$).



Reichenbach del.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

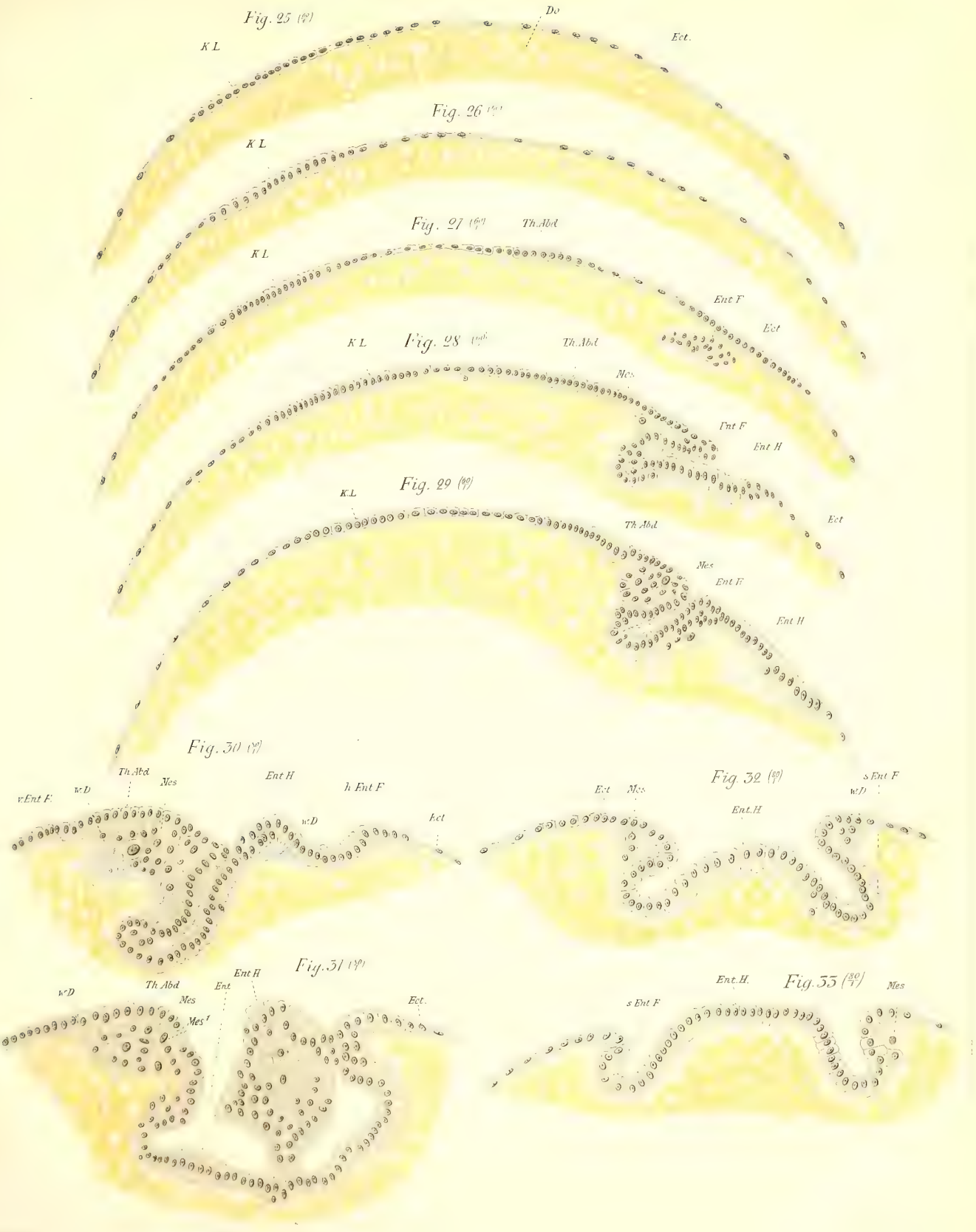


Fig. 25 (8/1)
Do
Ect.
K L
Fig. 26 (8/1)
K L
Fig. 27 (8/1)
Th. Abd.
K L
Ent F.
Ect
Fig. 28 (8/1)
K L
Th. Abd.
Mes
Ent F
Ent H
Fig. 29 (80/1)
K L
Th. Abd.
Ect
Mes
Ent F
Ent H
Fig. 30 (8/1)
Th. Abd
Mes
Ent H
h Ent F
v Ent F.
v. D
v. D
Ect
Fig. 31 (8/1)
Ent H
v. D
Th. Abd
Ent
Mes
Mes
Ect.
Fig. 32 (80/1)
s Ent F
Ect
Mes
v. D
Ent. H
Ent. H.
Fig. 33 (80/1)
Mes
s Ent F

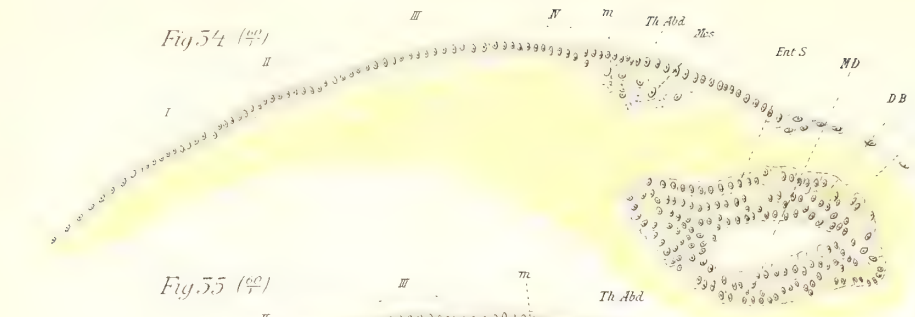


Fig. 34 ($\frac{60}{1}$)

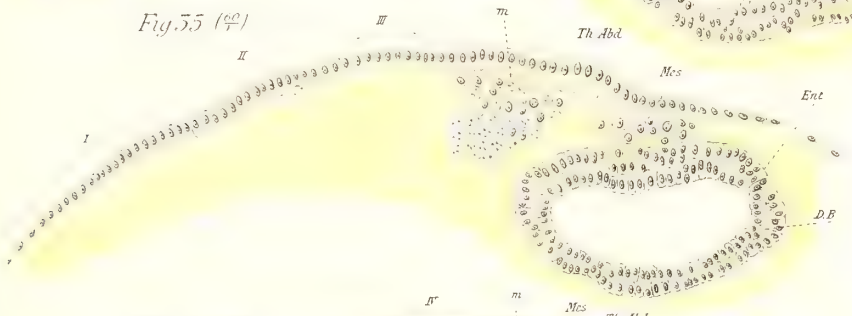


Fig. 35 ($\frac{60}{1}$)

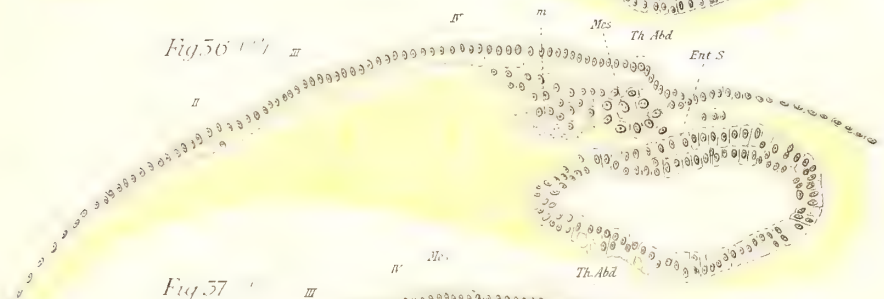


Fig. 36 ($\frac{60}{1}$)

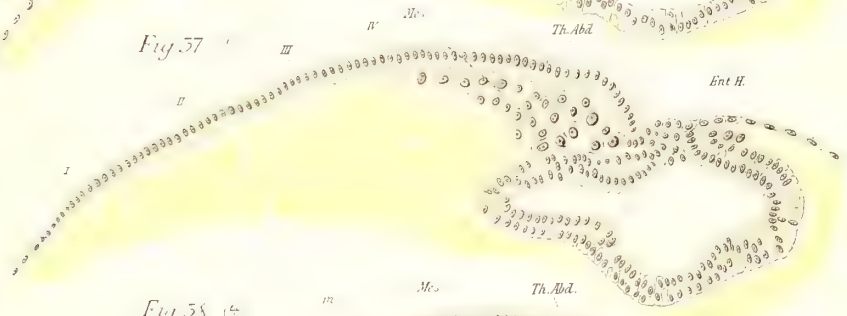


Fig. 37 ($\frac{60}{1}$)

Fig. 38 ($\frac{60}{1}$)

Fig. 39 ($\frac{60}{1}$)

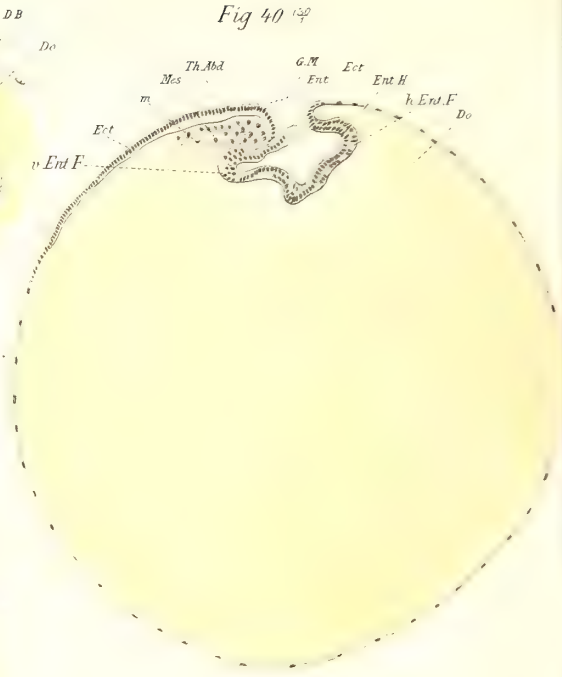


Fig. 40 ($\frac{60}{1}$)

Fig. 41

Fig. 42. (40/1)

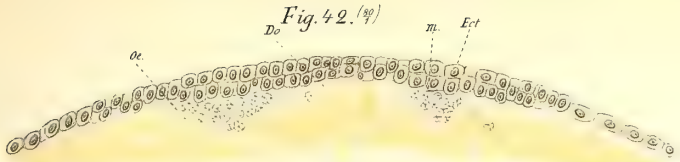


Fig. 43. (40/1)

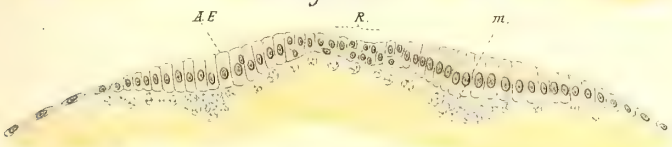


Fig. 44. (40/1)

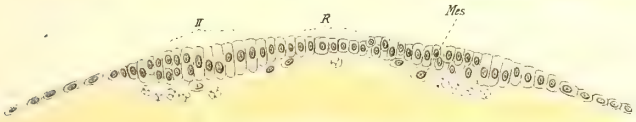


Fig. 45 (40/1)

Fig. 46 (40/1)

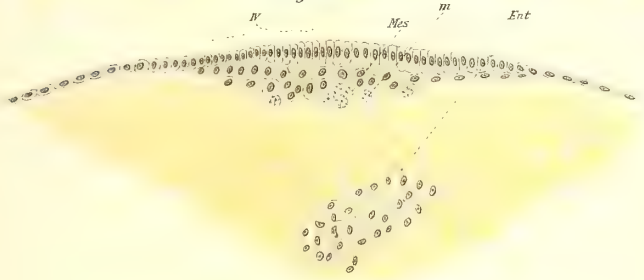


Fig. 47 (40/1)

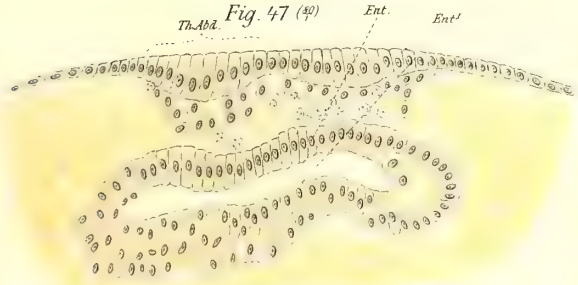


Fig. 48 (40/1)

Fig. 49. (40/1)

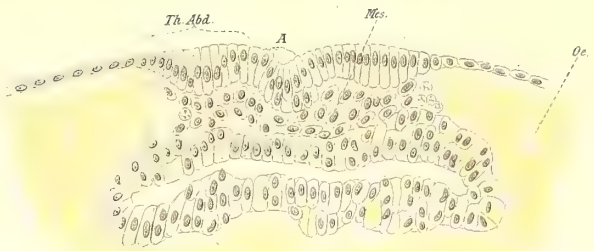


Fig. 50 (40/1)

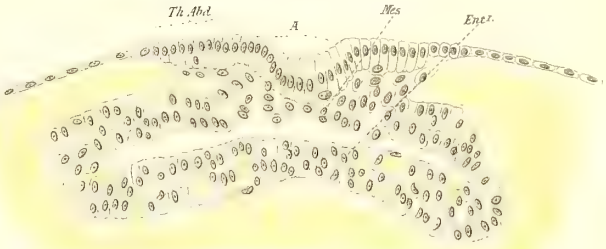


Fig. 51 (40/1)

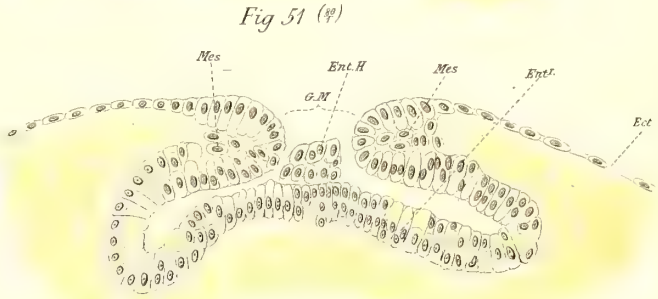


Fig. 52 (40/1)

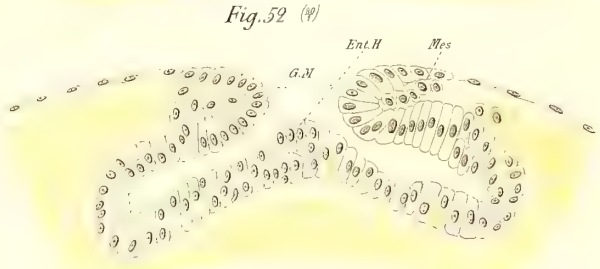
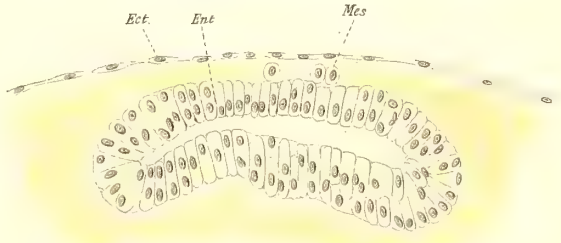


Fig. 53 (40/1)



Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M

Fig 34 (♂)

Fig 40 ♀

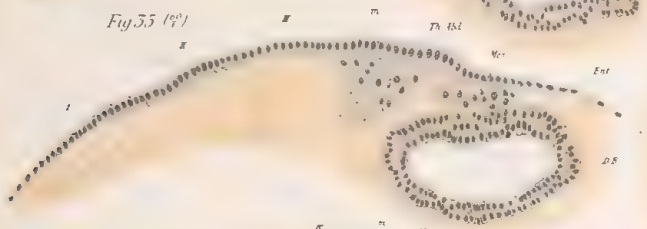


Fig 35 (♂)

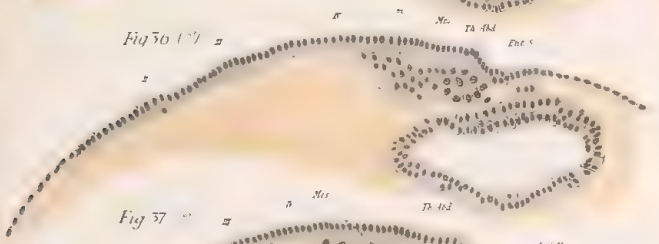


Fig 36 (♂)

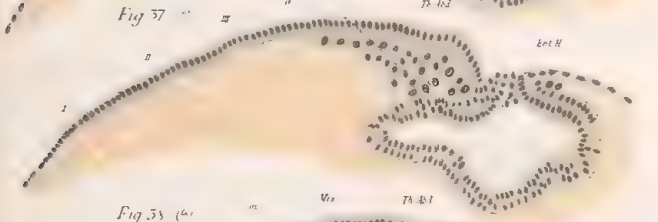


Fig 37

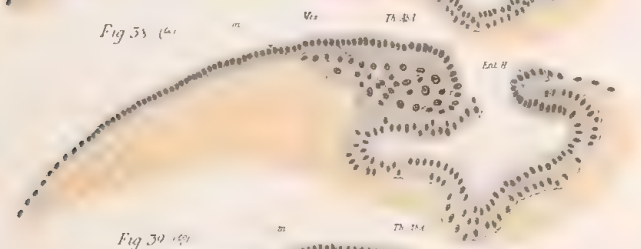


Fig 38

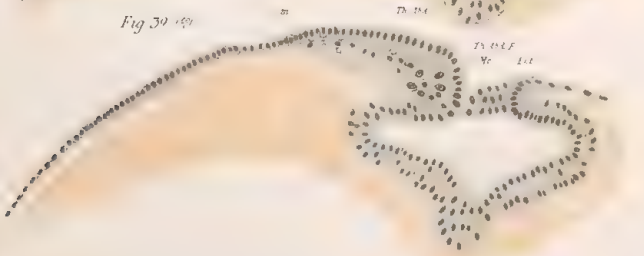


Fig 39 (♂)

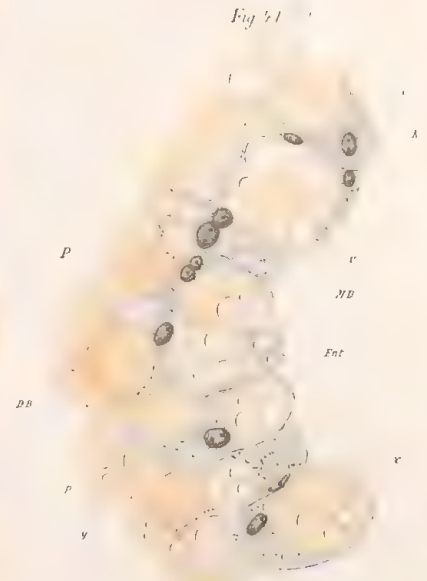


Fig 41

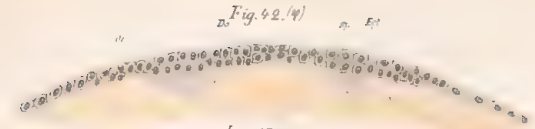


Fig 42 (♀)

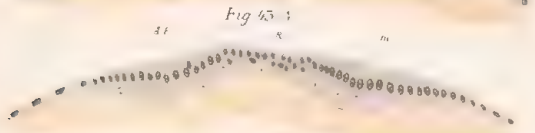


Fig 43 ♀

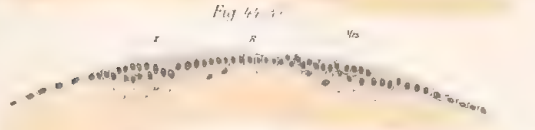


Fig 44 ♀

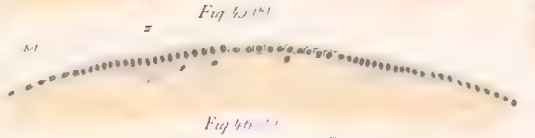


Fig 45 (♂)

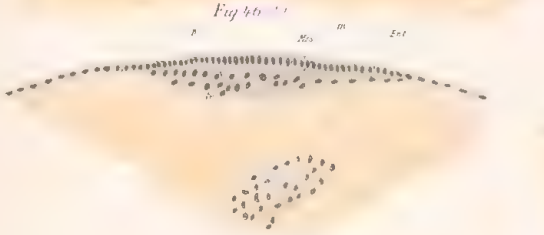


Fig 46 ♀

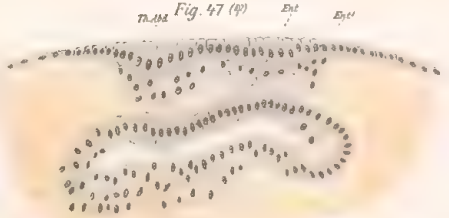


Fig 47 (♀)

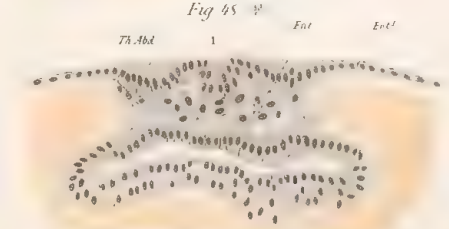


Fig 45 ♀

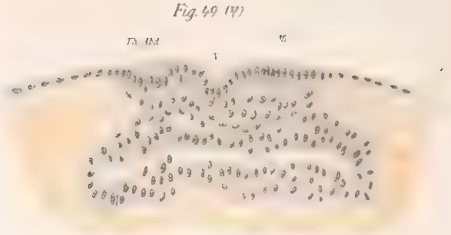


Fig 49 (♀)

Fig 50 ♀

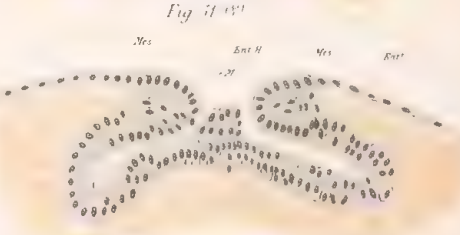


Fig 51 (♀)

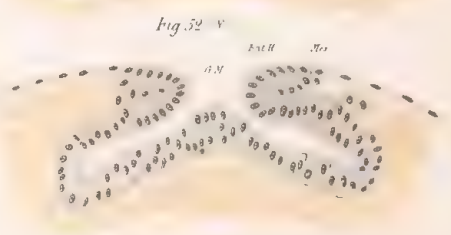


Fig 52 ♀

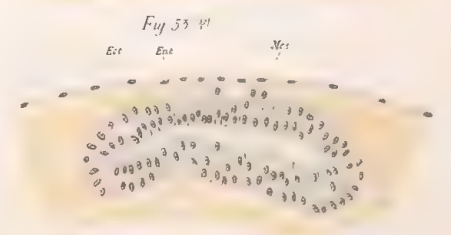


Fig 53 ♀

Lith Anst v Werner & Winter Frankfurt a/M

Fig. 54 (♀)

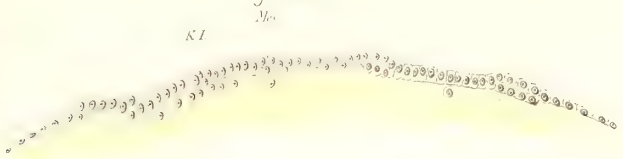


Fig. 55 (♂)

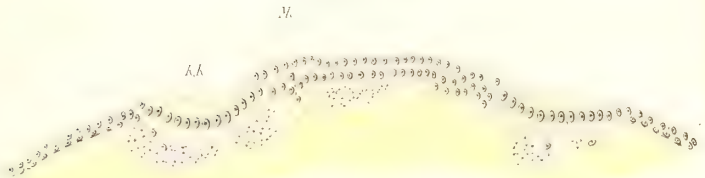


Fig. 56 (♀)

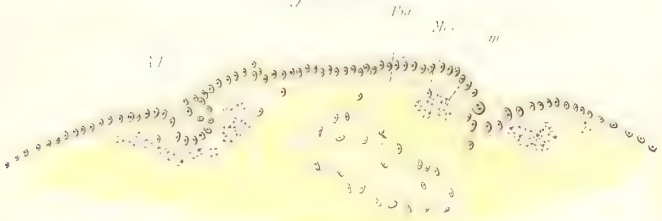


Fig. 57 (♂)

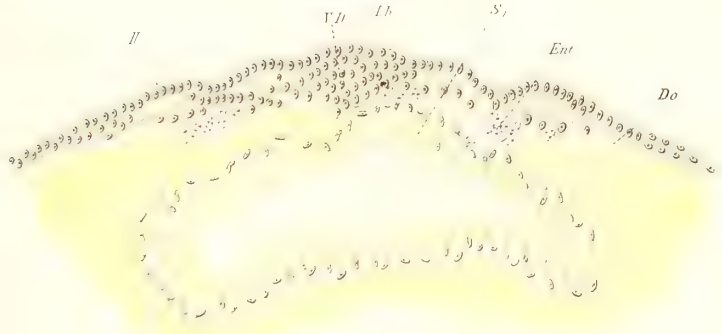


Fig. 58 (♀)

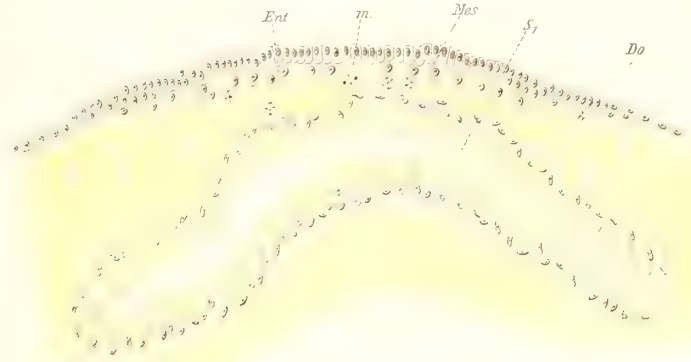


Fig. 59 (♂)

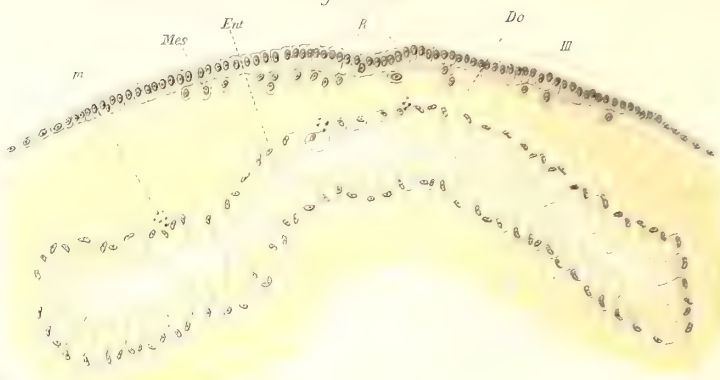


Fig. 60 (♀)

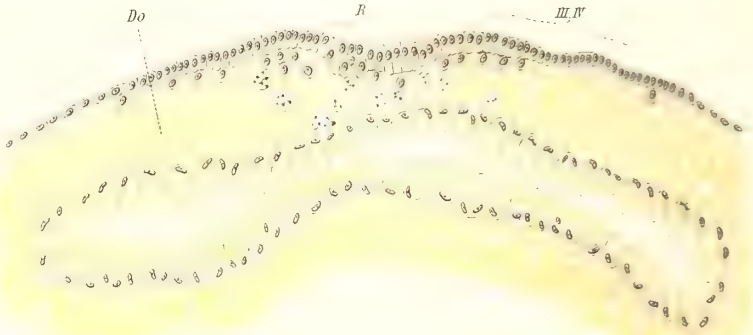
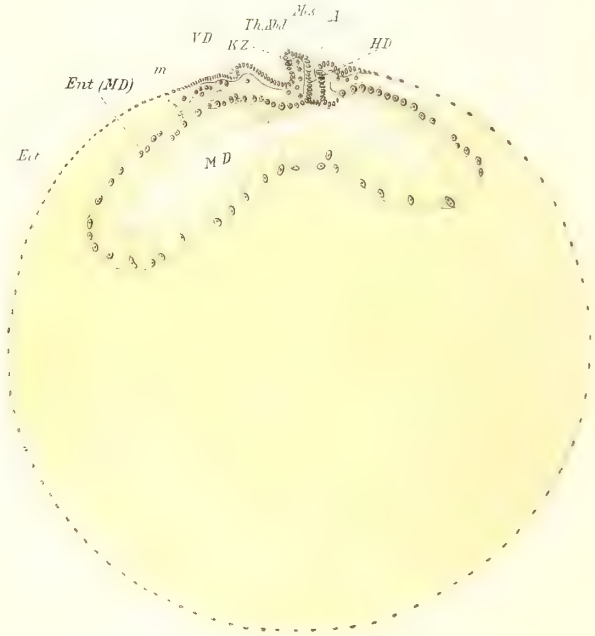


Fig. 66 (♂)



Reichenbach del.

Fig. 61 ($\frac{sp}{4}$)

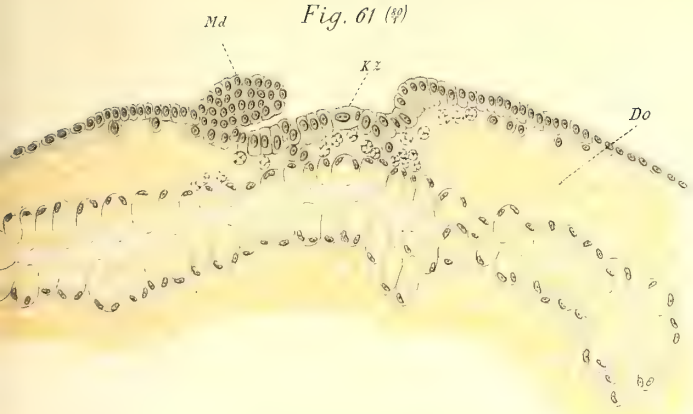


Fig. 62 ($\frac{sp}{4}$)

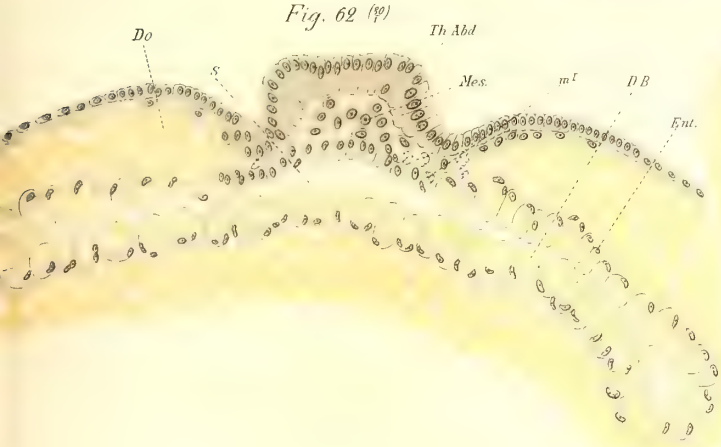


Fig. 63 ($\frac{sp}{4}$)

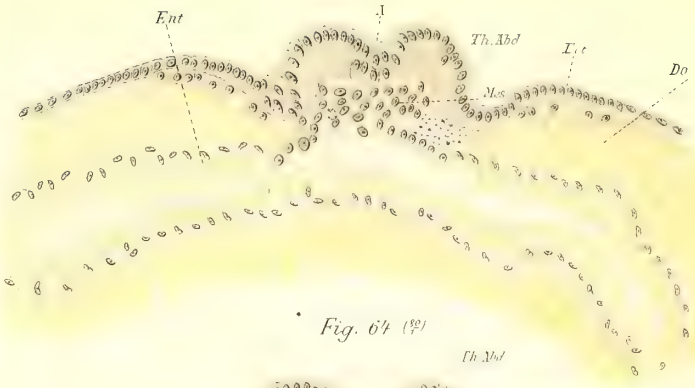


Fig. 64 ($\frac{sp}{4}$)

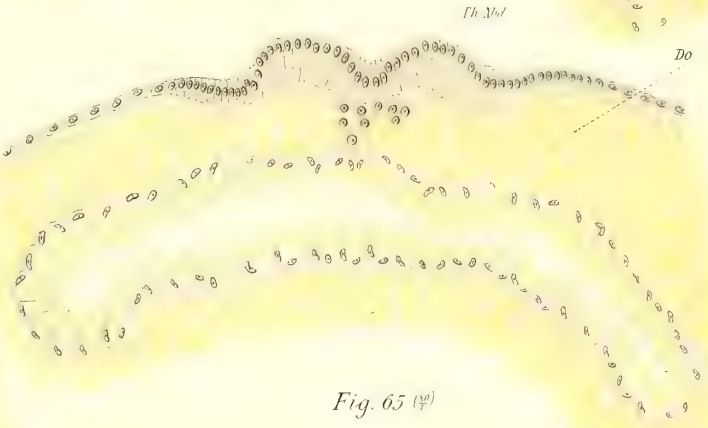


Fig. 65 ($\frac{sp}{4}$)

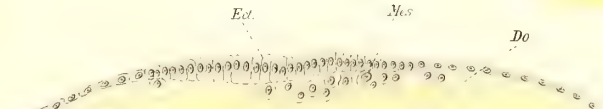
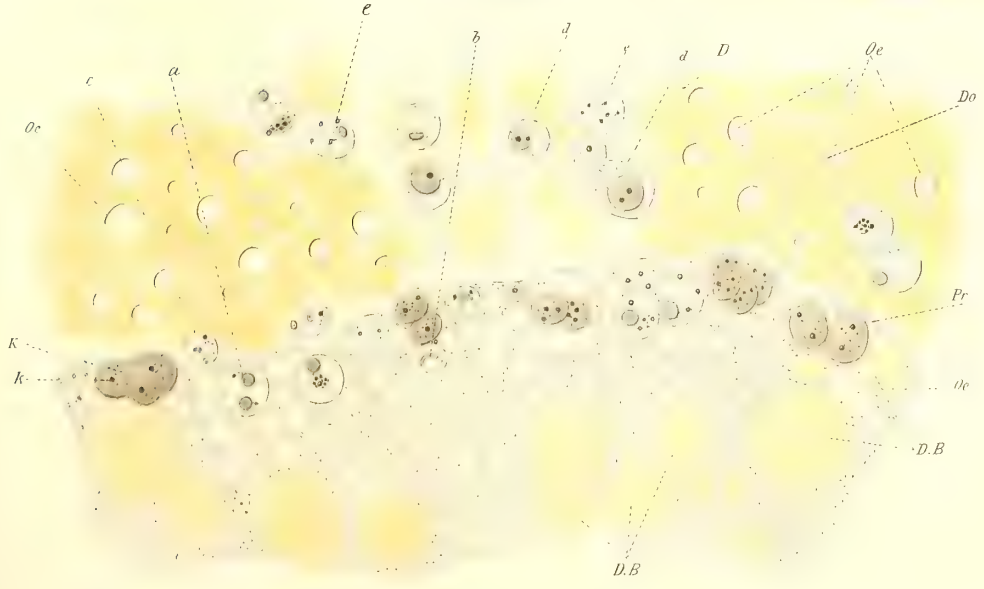


Fig. 67 ($\frac{sp20}{4}$)



Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

Fig. 54 (♀)

Fig. 55 (♀)

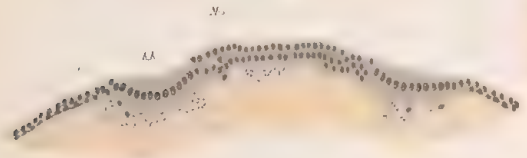


Fig. 56 (♀)

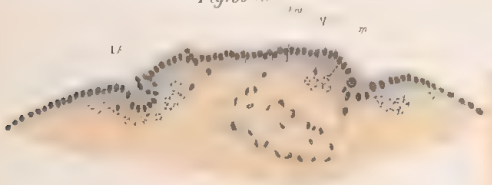


Fig. 57 (♀)

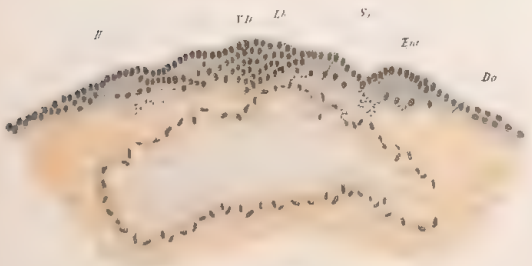


Fig. 58 (♀)

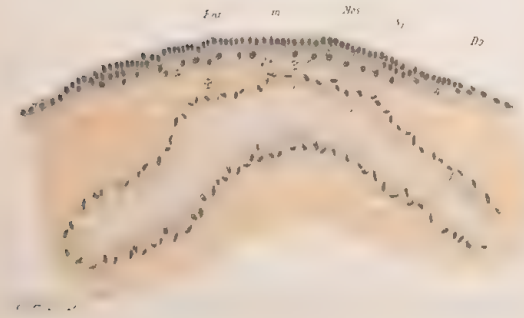


Fig. 59 (♀)

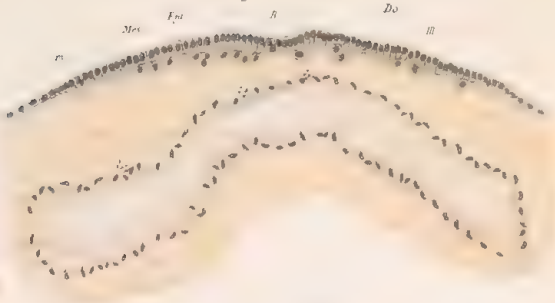


Fig. 60 (♀)

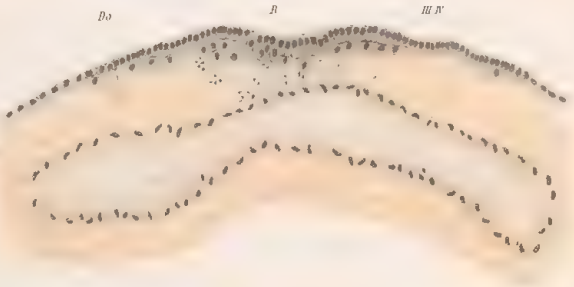


Fig. 66 (♀)

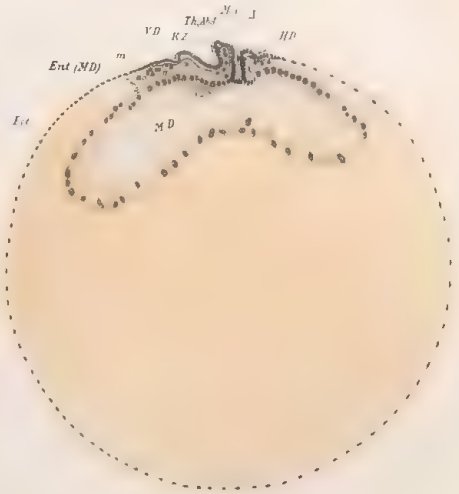


Fig. 61 (♀)

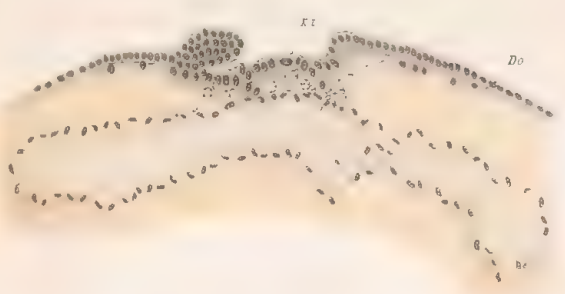


Fig. 62 (♀)

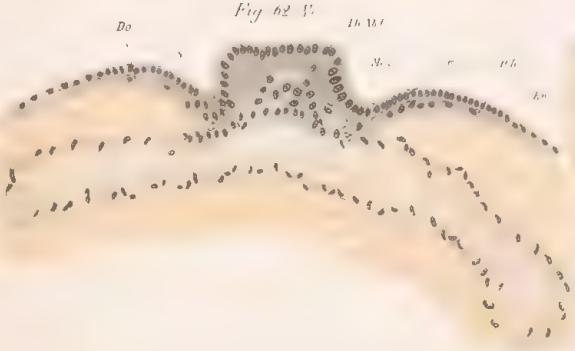


Fig. 63 (♀)

Fig. 64 (♀)

Fig. 65 (♀)

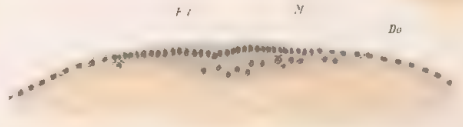


Fig. 67 (♀)

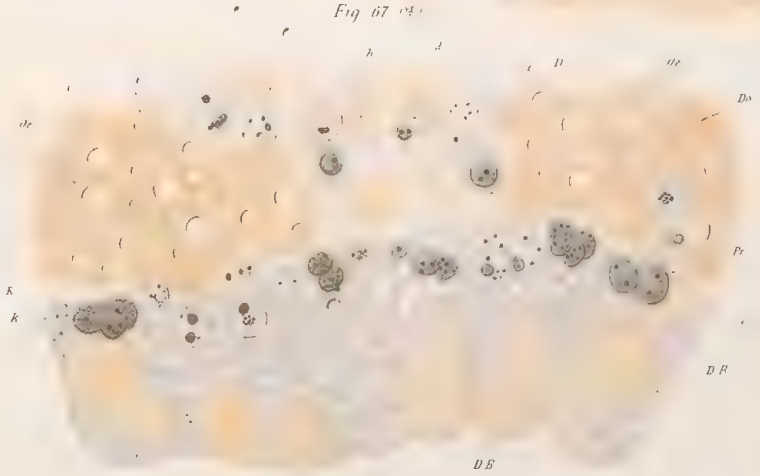


Fig 68 (♂)
KK
Ent
Mes
m
Mxl
KZ

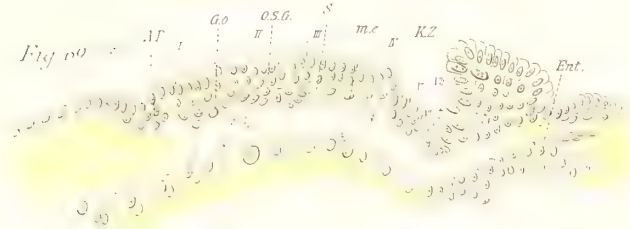


Fig 69
AE
G.o
O.S.G.
m.e
KZ
Ent.

Fig 70
AE
KZ
Mes (H)
Ent.

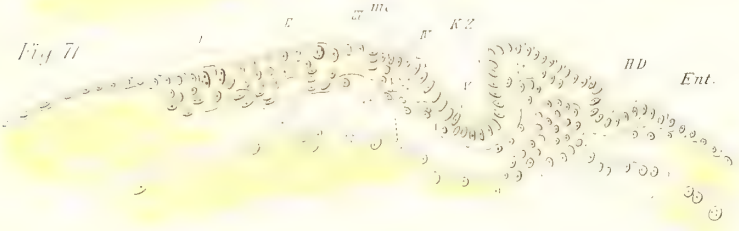


Fig 71
KZ
HD
Ent.

Fig 72
V.D.
KZ
m.e
HD
Mes (H)
Ent

Fig. 73 (♀)
V.D.
m.
KZ
m.e
A
H.D
Ent.

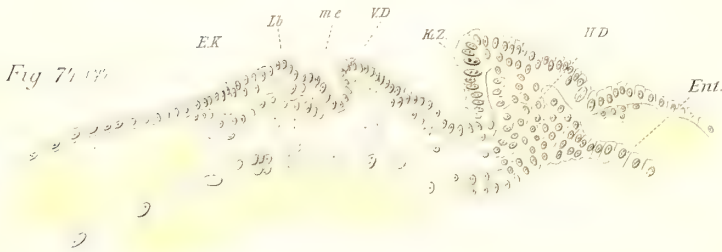
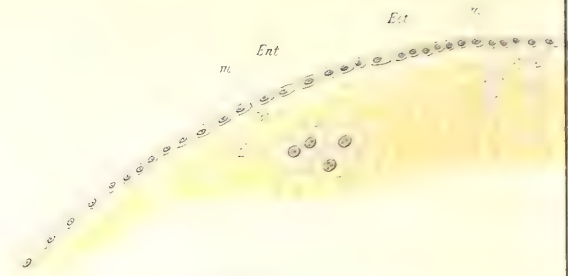


Fig 74 (♀)
E.K
Lb
m.e
V.D
KZ
HD
Ent.


Ent
m.
Ent

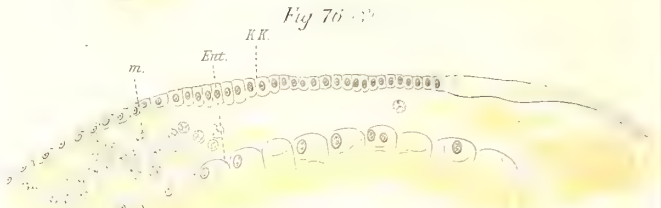
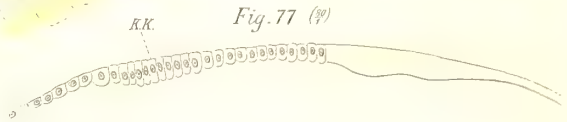


Fig 76 (♀)
KK
Ent.
m.


KK
Fig. 77 (♀)

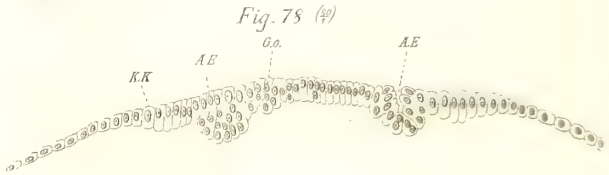
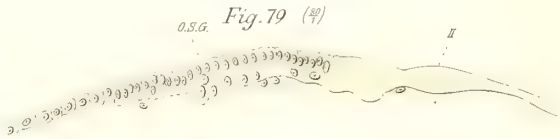


Fig. 78 (♀)
KK
AE
G.o.
AE


O.S.G.
Fig. 79 (♀)
II

O.S.G.
Mes.
Fig. 80 (♀)
II

Fig. 81 (♀)
O.S.G.
m.
II

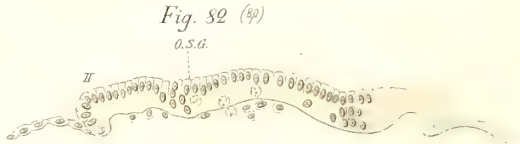


Fig. 82 (♀)
O.S.G.
II

Fig. 83 (♀)
O.S.G.
m.
II

Fig. 75 (40/1)

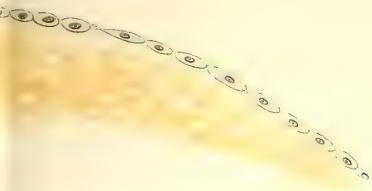


Fig. 84 (40/1)

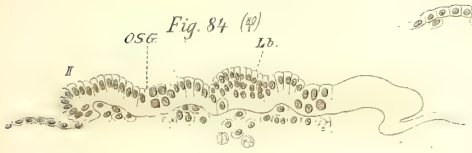


Fig. 85 (40/1)

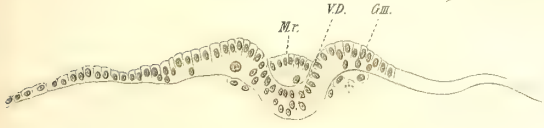


Fig. 86 (40/1)

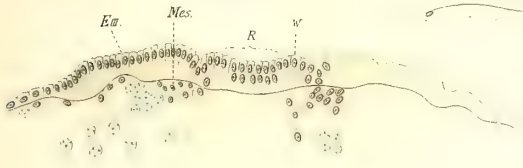


Fig. 87 (40/1)

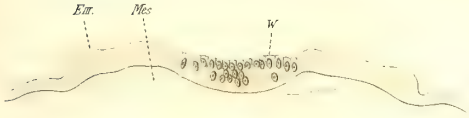


Fig. 88 (40/1)

Fig. 89 (40/1)

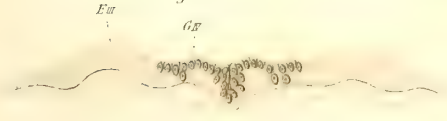


Fig. 90 (40/1)

Fig. 91 (40/1)

Fig. 92 (40/1)

Fig. 93 (40/1)

Fig. 94 (40/1)

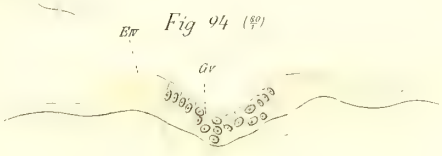


Fig. 95 (40/1)

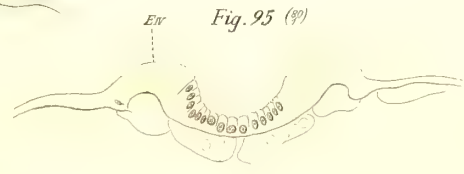


Fig. 96 (40/1)

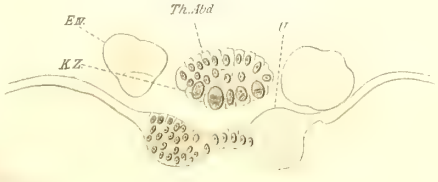


Fig. 97 (40/1)

Fig. 98 (40/1)

Fig. 99 (40/1)

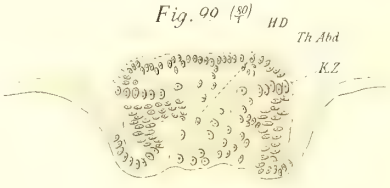


Fig. 100 (40/1)

Fig. 101 (40/1)

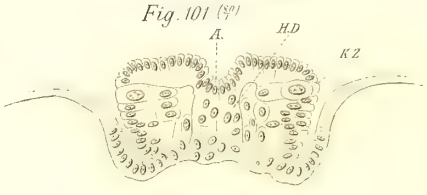


Fig. 102 (40/1)

Fig. 103

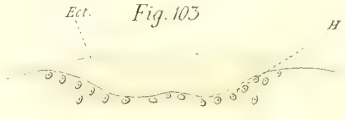
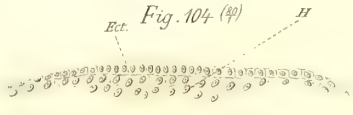
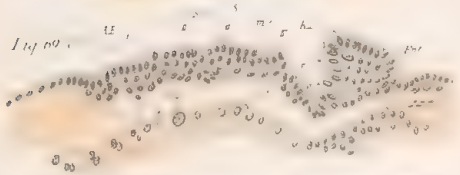
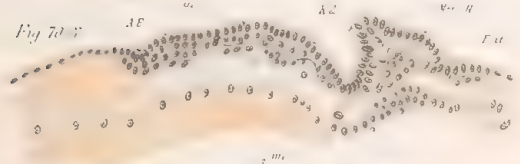


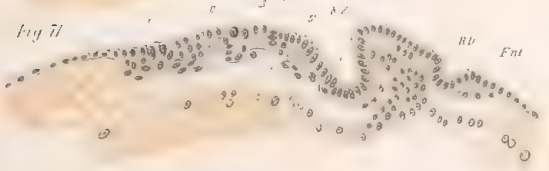
Fig. 104 (40/1)

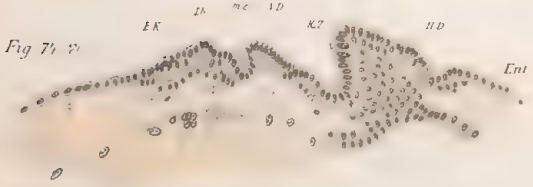


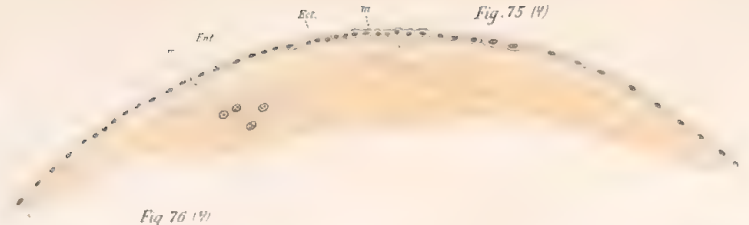
Lith Anst v Werner & Winter Frankfurt a/M.

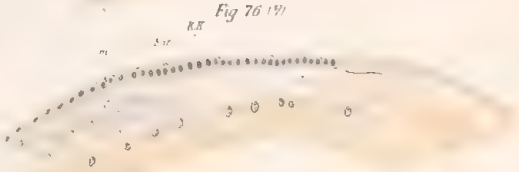


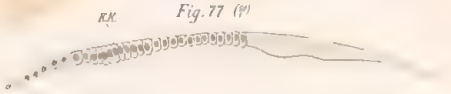


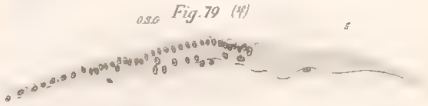


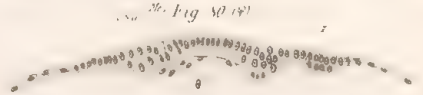


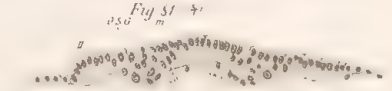


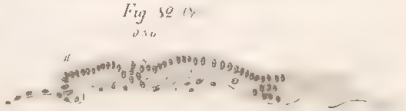


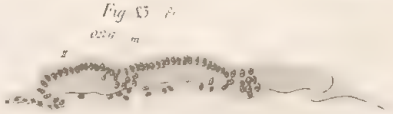


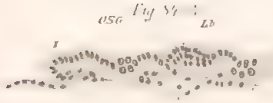


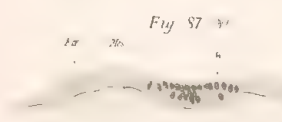


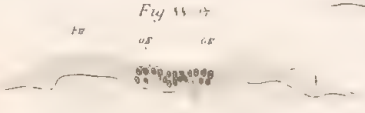


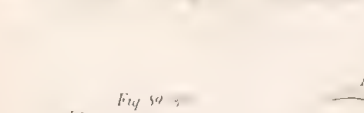


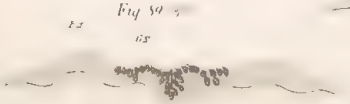


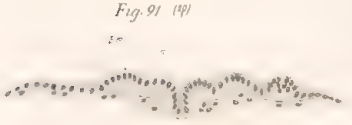


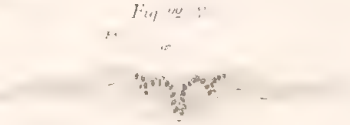


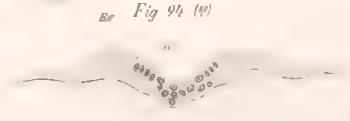


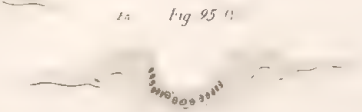


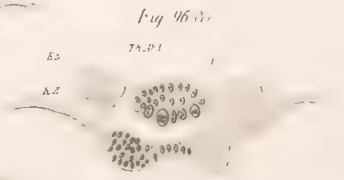


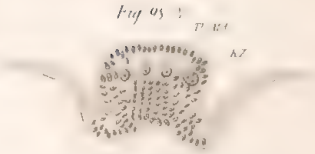


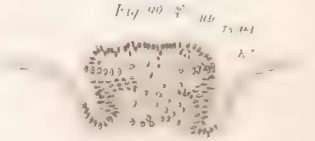


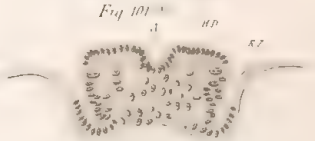


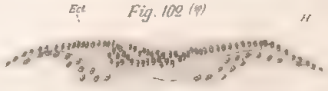


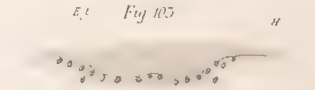


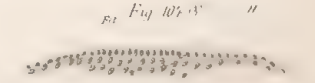












Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankf. a. M.

Fig. 105
Fig. 106
Fig. 107
Fig. 108
Fig. 109
Fig. 110
Fig. 111
Fig. 112
Fig. 113
Fig. 114
Fig. 115
Fig. 116
Fig. 117
Fig. 118
Fig. 119
Fig. 120
Fig. 121
Fig. 122
Fig. 123
Fig. 124
Fig. 146
Ent.
Ent
Do
Abd.

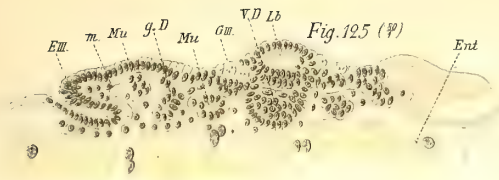


Fig. 125 (80/1)

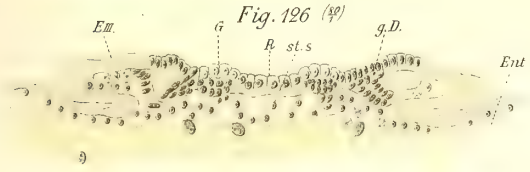


Fig. 126 (80/1)

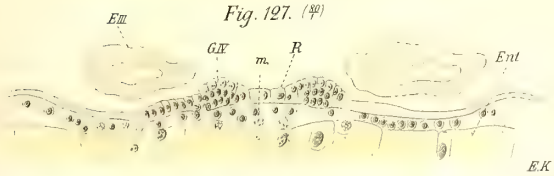


Fig. 127. (80/1)

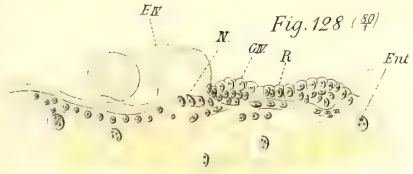


Fig. 128 (80/1)

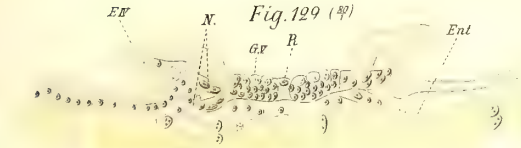
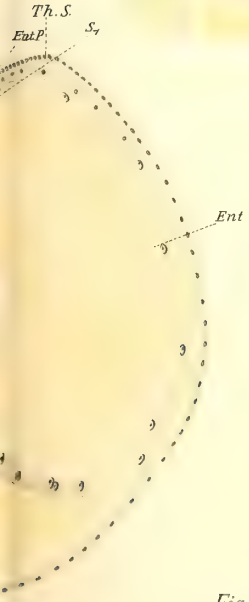


Fig. 129 (80/1)



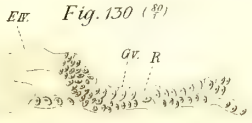


Fig. 130 (80/1)

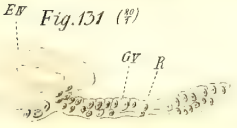


Fig. 131 (80/1)

Fig. 132 (80/1)

Fig. 133 (80/1)

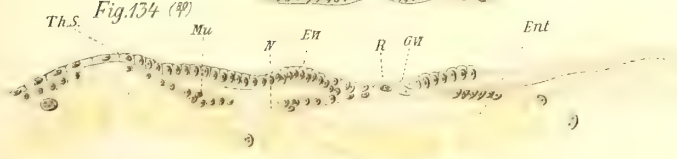


Fig. 134 (80/1)

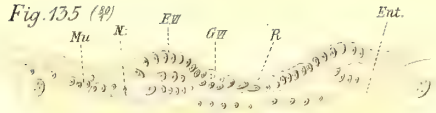


Fig. 135 (80/1)

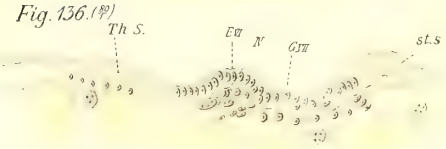


Fig. 136. (80/1)

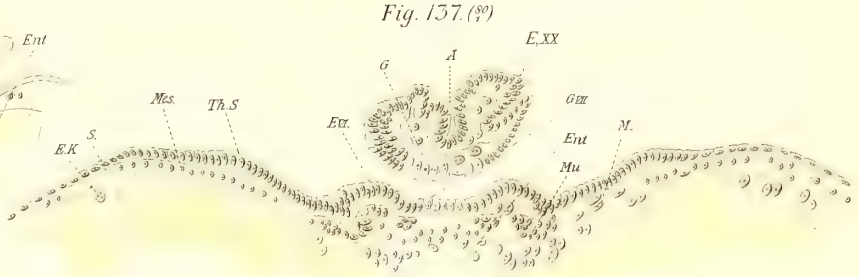


Fig. 137. (80/1)

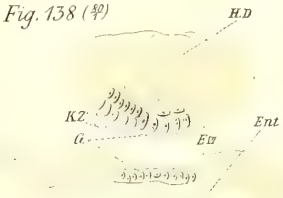


Fig. 138 (80/1)

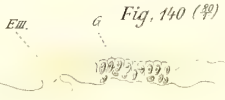


Fig. 140 (80/1)

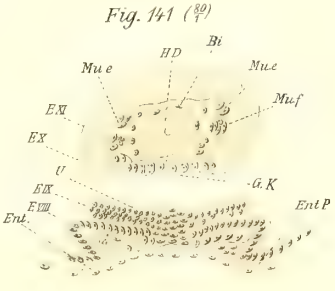


Fig. 141 (80/1)

Fig. 142 (80/1)

Fig. 139. (80/1)

Fig. 143 (80/1)

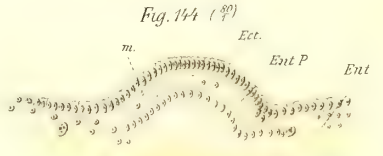
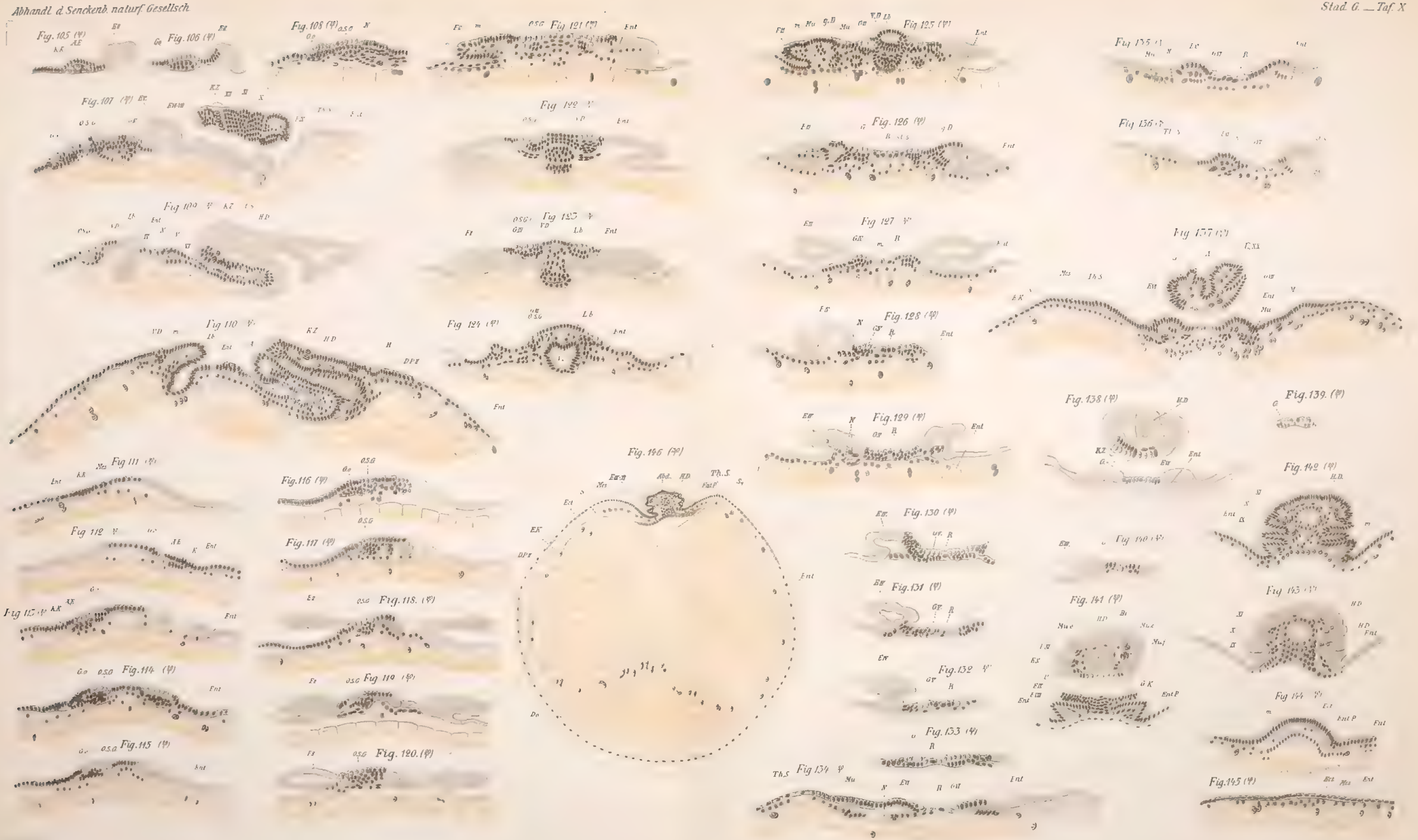


Fig. 144 (80/1)

Fig. 145 (80/1)

Lith Anst v Werner & Winter Frankfurt a/M.



Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt a/M.

Fig. 147 (♀)
Ent.

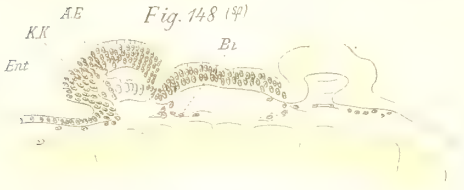


Fig. 148 (♀)
AE
KK
Ent
Bt

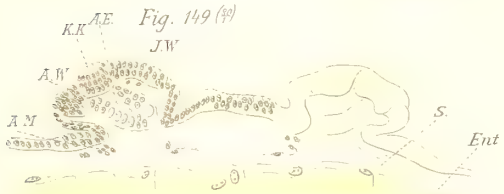


Fig. 149 (♀)
KK
AE.
JW
AW
AM
S.
Ent

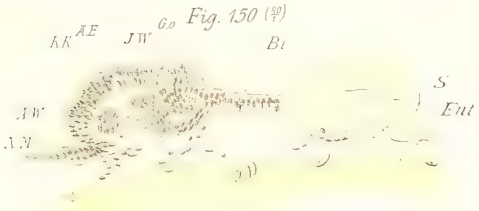


Fig. 150 (♀)
KK
AE
JW
Go
Bt
S
Ent
AW
AM

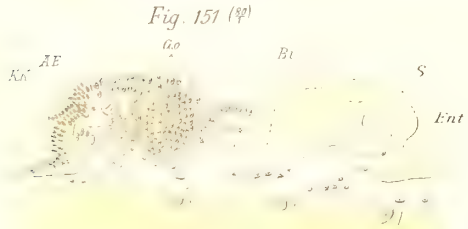


Fig. 151 (♀)
Go
KK
AE
Bt
S
Ent

Fig. 152 (♀)
AE
JW
KK
OSG
MS
AW
S
Ent

Fig. 153 (♀)
OSG
SS
VD
N
Ent
S

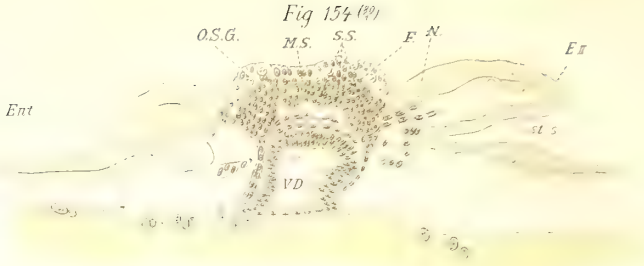


Fig. 154 (♀)
O.S.G.
M.S.
S.S.
F
N
Ent
VD

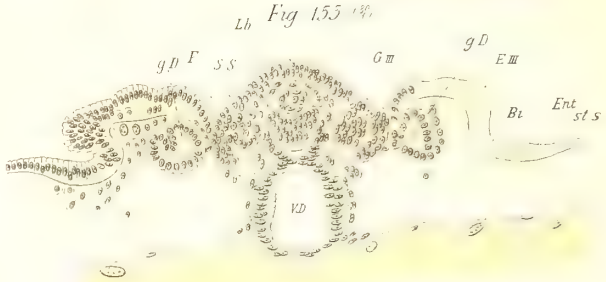


Fig. 155 (♀)
Lb
g.D
F
S.S
G III
E III
Bt
Ent
st s
VD

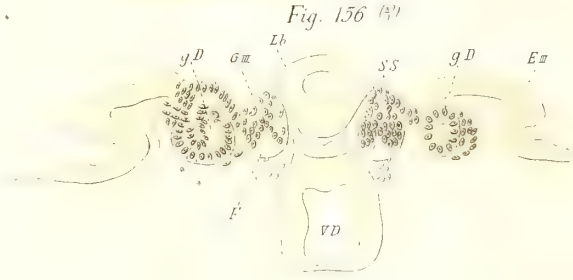


Fig. 156 (♀)
Lb
g.D
G III
S.S
E III
F
VD

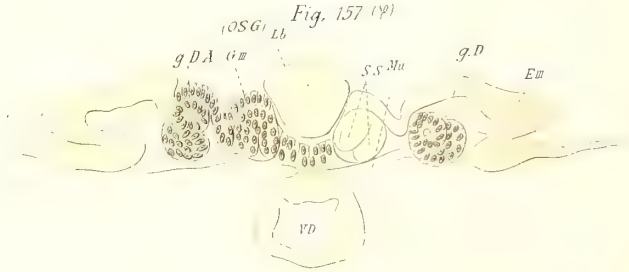


Fig. 157 (♀)
(OSG)
Lb
g.D.A
G III
S.S
Mu
g.D
E III
VD

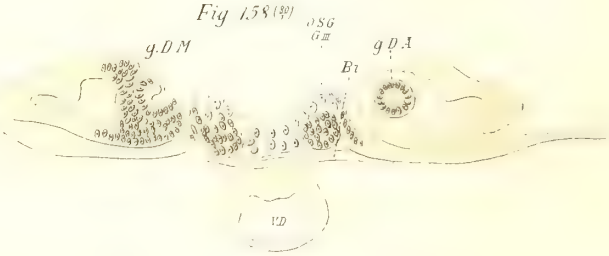


Fig. 158 (♀)
OSG
G III
g.D.M
g.D.A
Bt
VD

Fig. 159 (♀)
S.S
MS
G IV
N

Fig. 160 (♂)

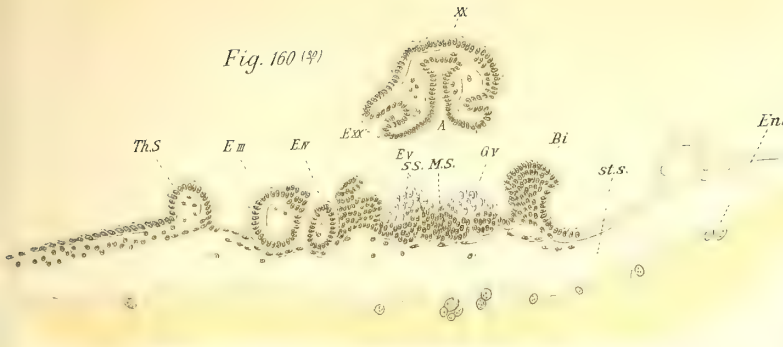


Fig. 171 (♂)

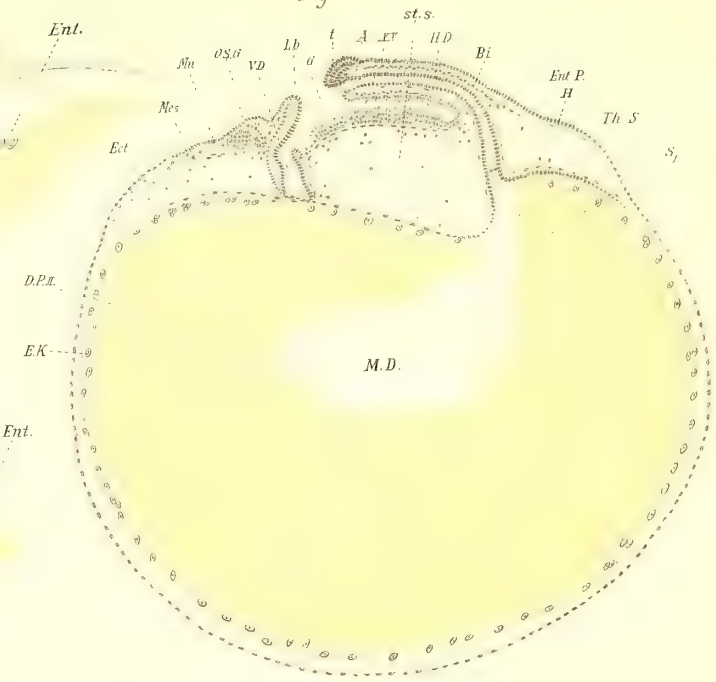


Fig. 163 (♀)

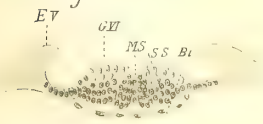


Fig. 161 (♂)

Fig. 164 (♀)

Fig. 165

Fig 162 (♀)

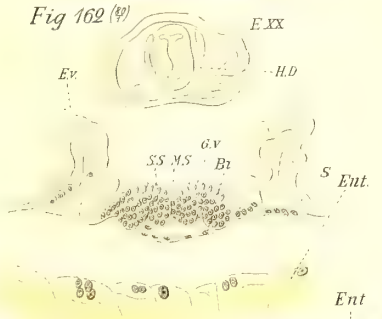


Fig. 166 (♀)

Fig. 167 (♀)

Fig. 169 (♂)

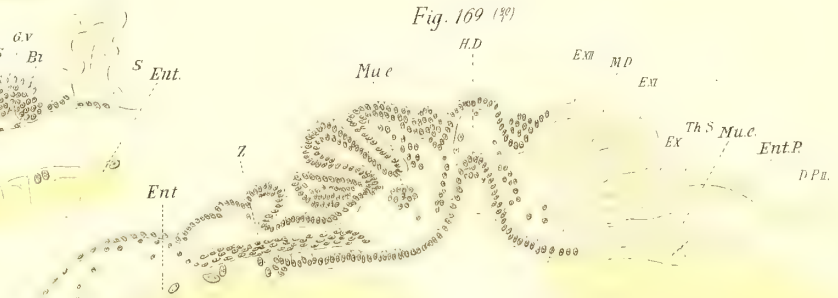
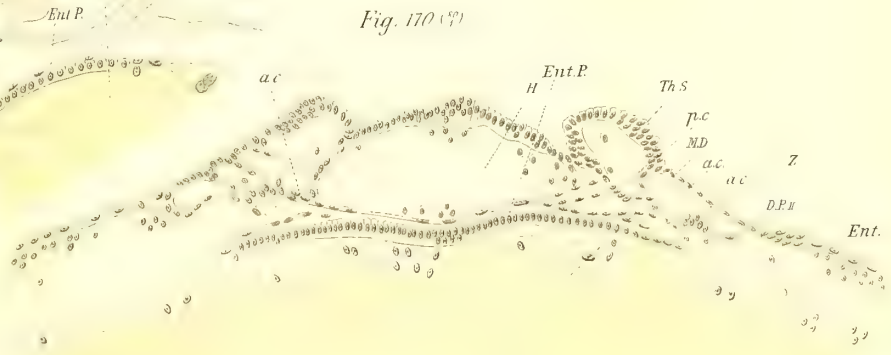


Fig. 168 (♂)

Fig. 170 (♂)



Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt a/M.

Fig. 147 (♂)
Ent

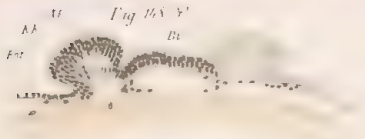


Fig. 148 (♂)
Bt
Ent

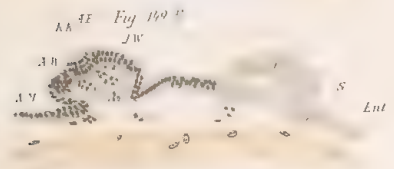


Fig. 149 (♂)
JW
S
Ent

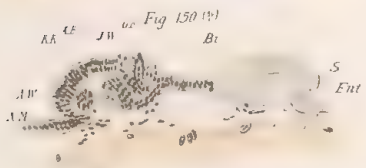


Fig. 150 (♀)
JW
Bt
S
Ent

Fig. 151 (♂)
Bt
S
Ent

Fig. 152 (♂)
JW
MS
S
Ent

Fig. 153 (♀)
VD
S
Ent

Fig. 154 (♀)
Ent
VD

Fig. 155 (♂)
Bt
Ent
VD

Fig. 156 (♂)
MS
F
VD

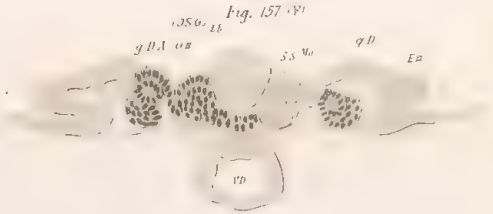


Fig. 157 (♂)
MS
Bt
VD

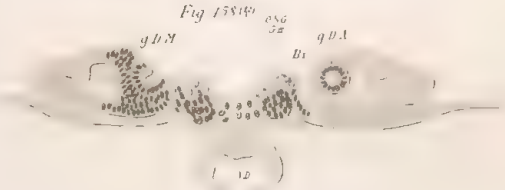


Fig. 158 (♀)
Bt
VD

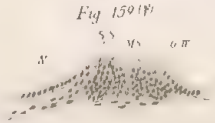


Fig. 159 (♀)
MS

Fig. 160 (♂)
Bt
MS

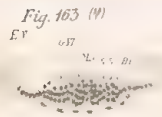


Fig. 163 (♀)

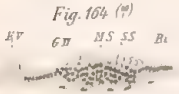


Fig. 164 (♀)
MS
Bt

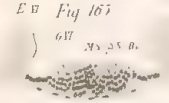


Fig. 165 (♀)
MS
Bt

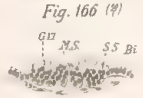


Fig. 166 (♀)
MS
Bt

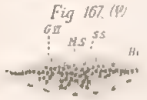


Fig. 167 (♀)
MS

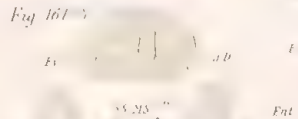


Fig. 161 (♂)
Ent

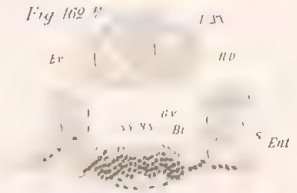


Fig. 162 (♀)
Ent

Fig. 168 (♂)
Ent
Ent P
St S

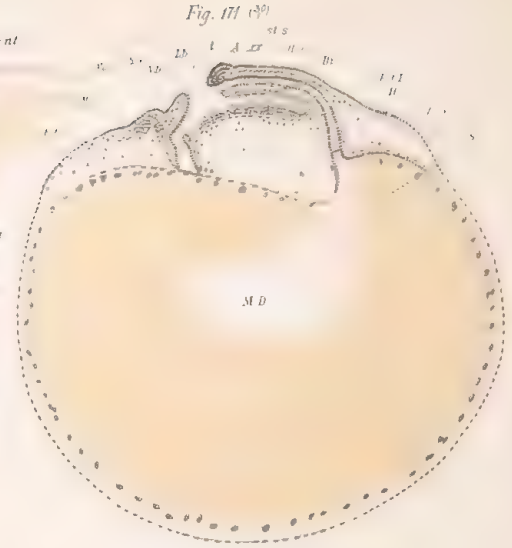


Fig. 171 (♂)
Ent
M D

Fig. 169 (♀)
Ent

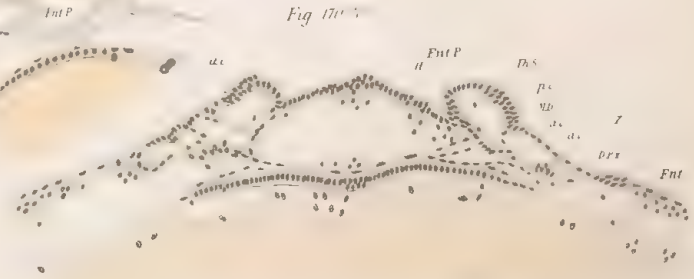


Fig. 170 (♂)
Ent P
Ent
St S

Fig. 172 (♀)

Fig. 176 (♀)

Fig. 177 (♀)

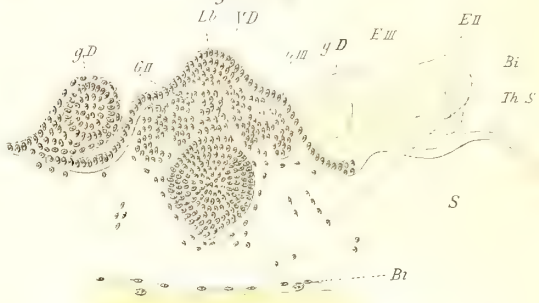


Fig. 175 (♀)

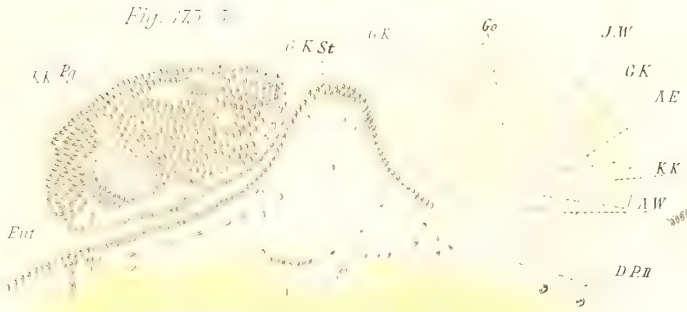


Fig. 178 (♀)

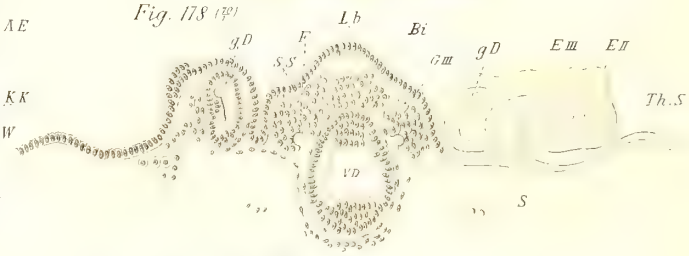


Fig. 174 (♀)

Fig. 179 (♀)

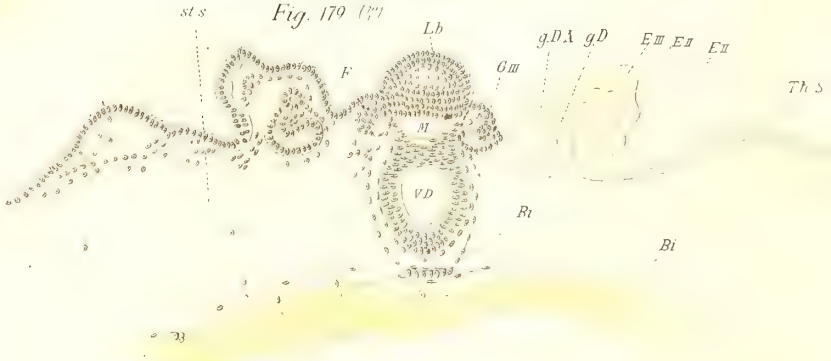


Fig. 175 (♀)

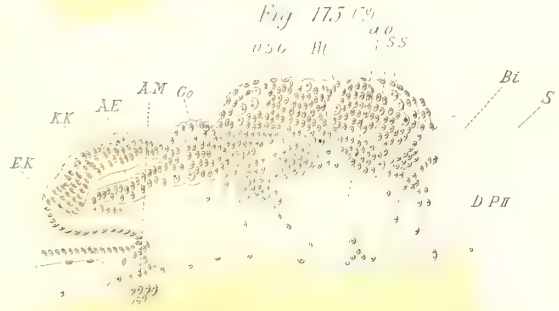
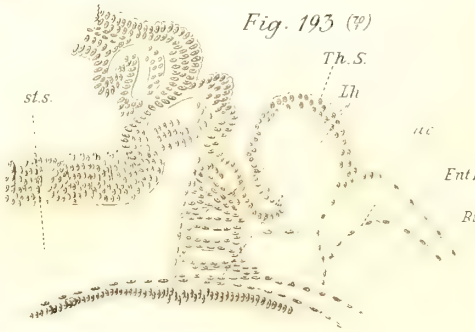


Fig. 193 (♀)



Reichenbach del.

Fig. 181 (♂)

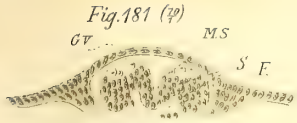


Fig. 182 (♂)

Fig. 183 (♂)

Fig. 184 (♂)

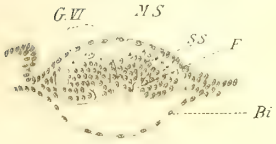


Fig. 185 (♂)

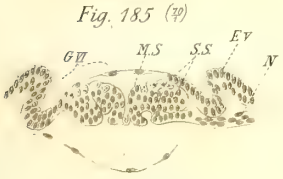


Fig. 186 (♂)

Fig. 187 (♂)

Fig. 188 (♂)

Fig. 189 (♂)

Fig. 180 (♂)

Fig. 190 (♂)

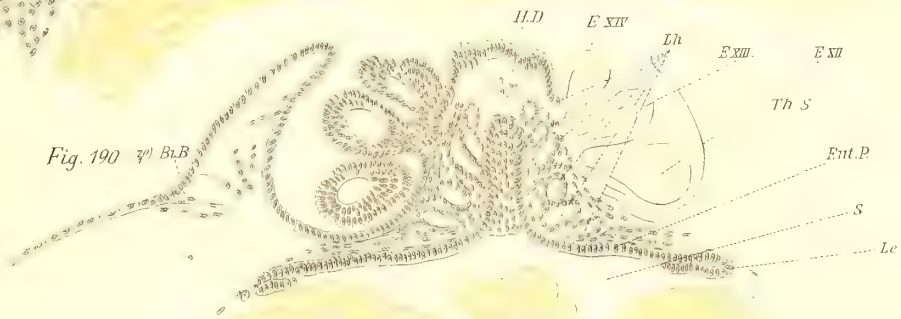


Fig. 191 (♂)

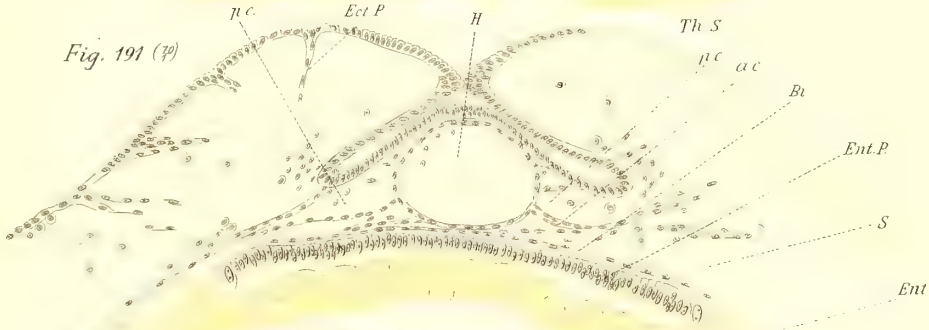
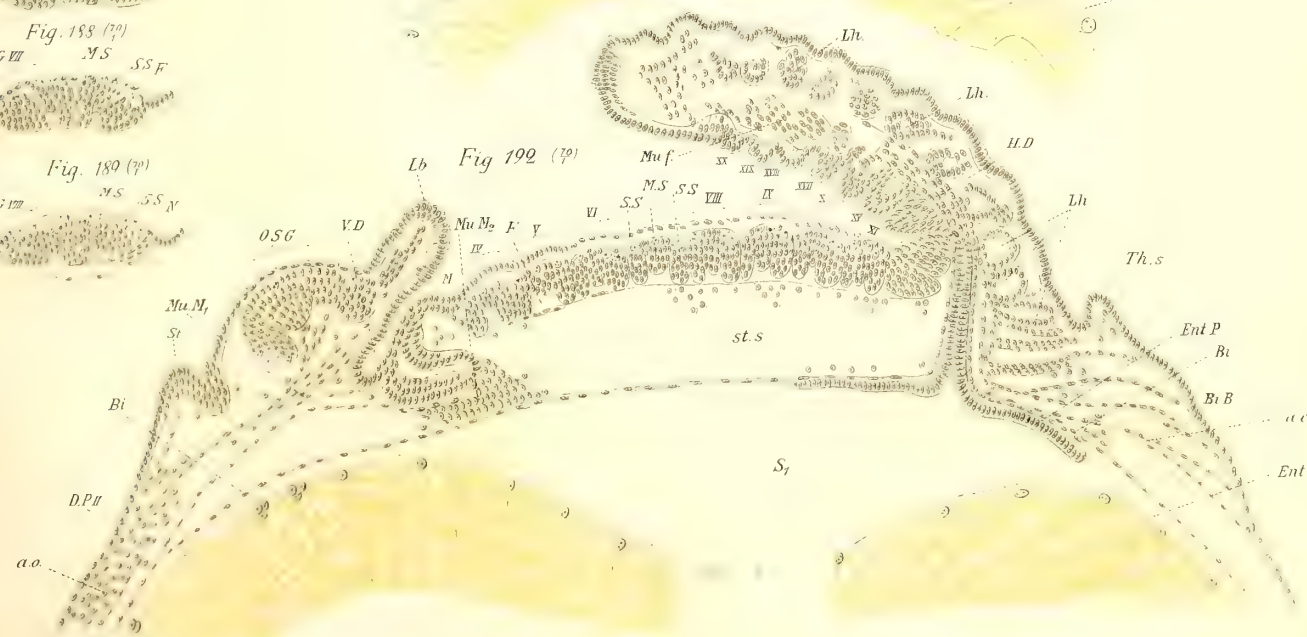


Fig. 192 (♂)



Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

Fig. 201 (♂)

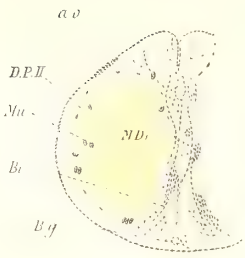


Fig. 202 (♂)

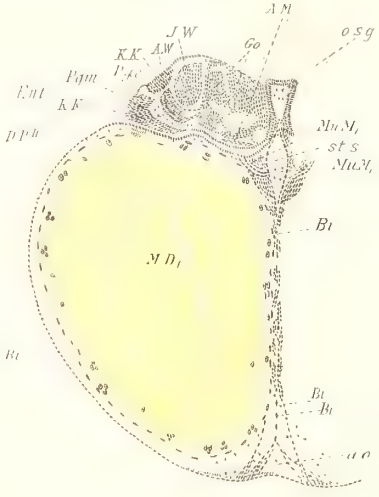


Fig. 203 (♂)

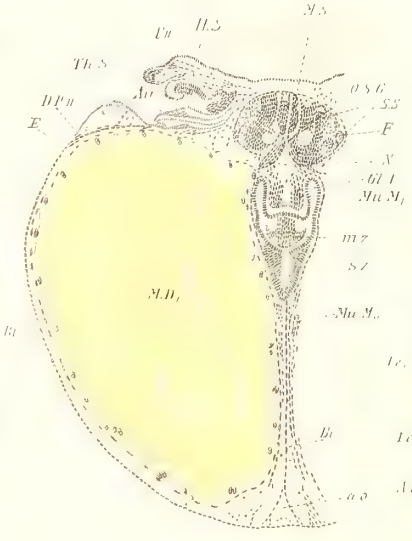


Fig. 204 (♂)

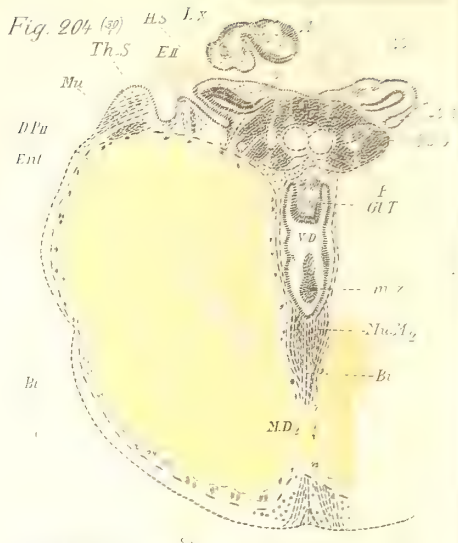


Fig. 205 (♂)

Fig. 206 (♂)

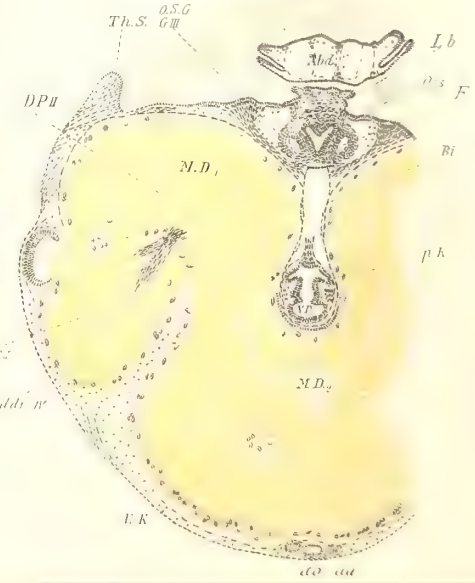


Fig. 207 (♂)

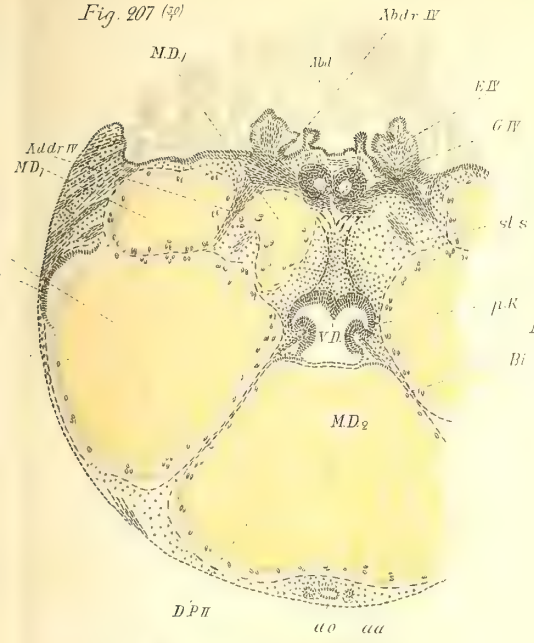


Fig. 208 (♂)

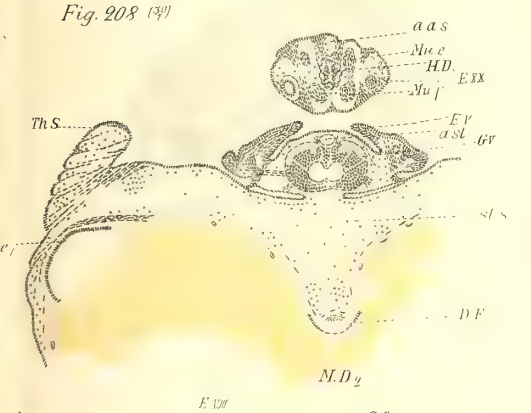


Fig. 211 (♂)

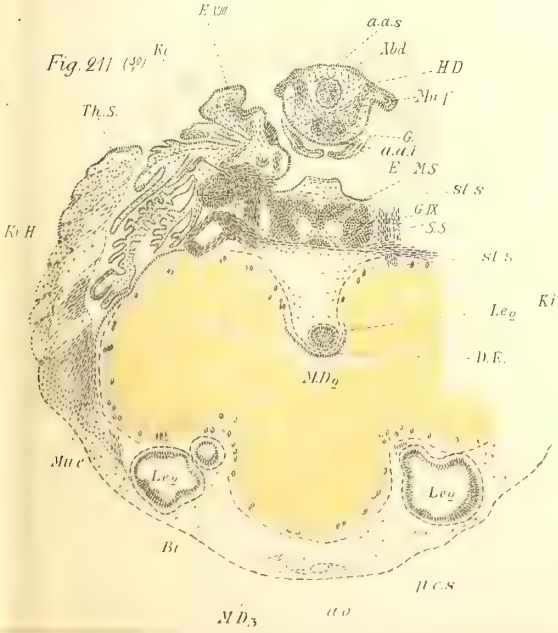


Fig. 212 (♂)

Fig. 214 (♂)

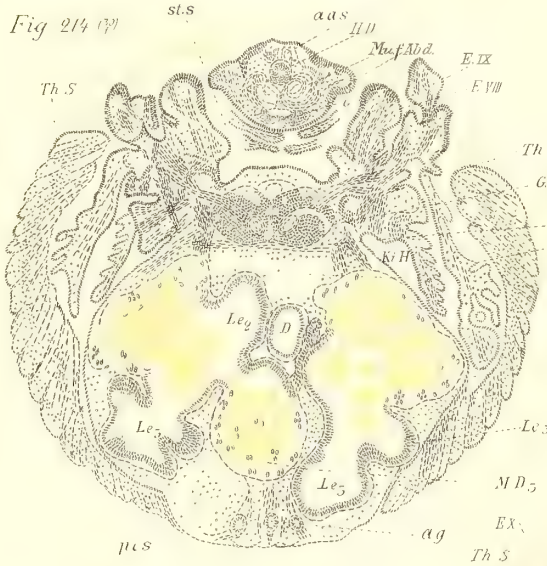


Fig. 215 (♂)

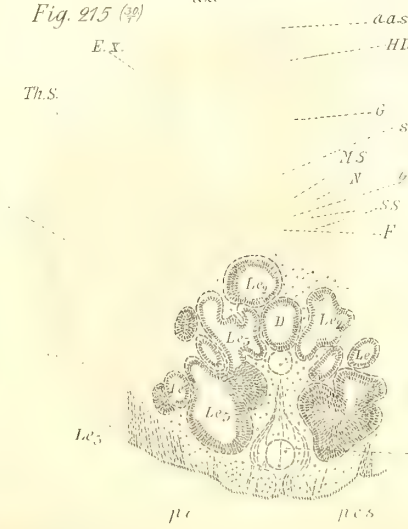


Fig 209 (♂)

Fig. 210 (♂)

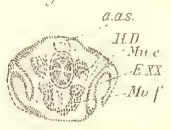
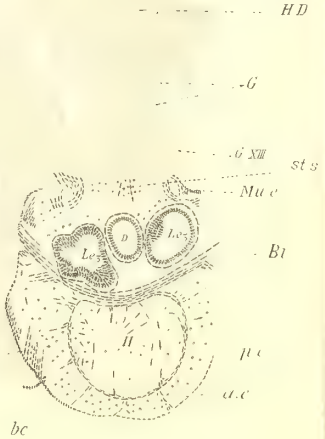
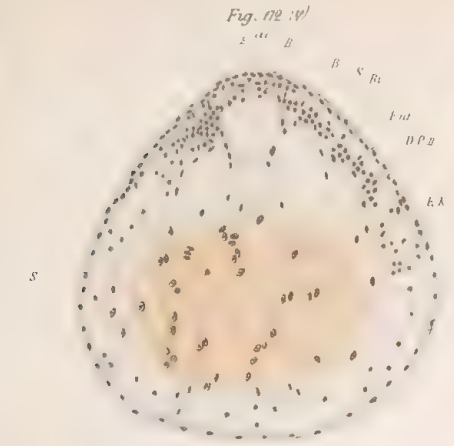


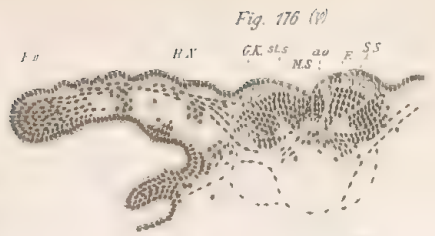
Fig. 213 (♂)

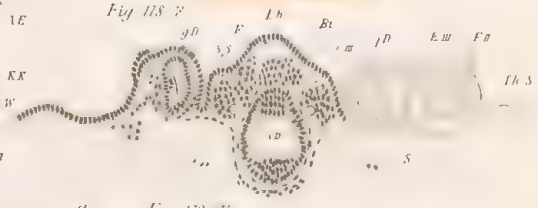
Fig. 216 (♂)

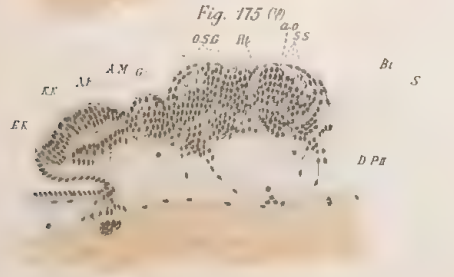


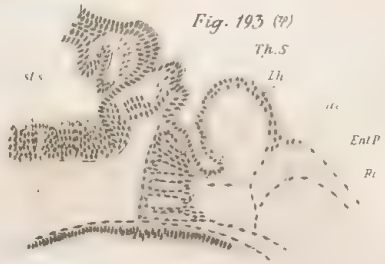
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M

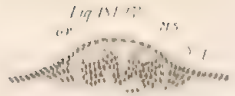


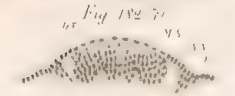


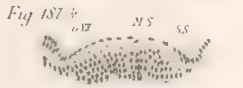


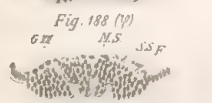


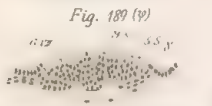


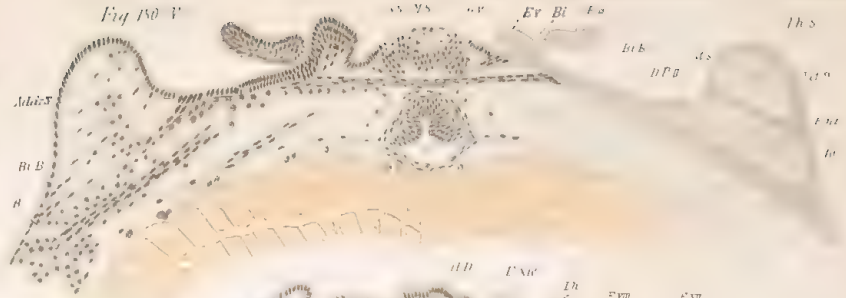


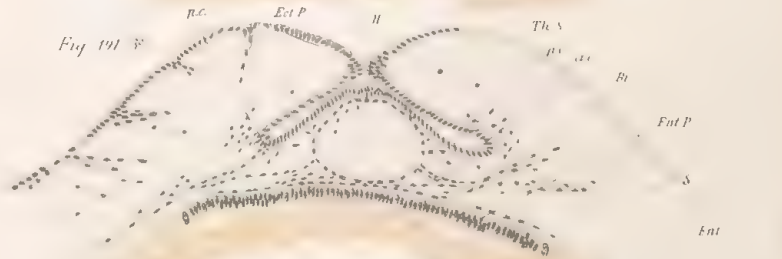












L. Th. Inst. v. Werner & Winter Frankfurt a/M.

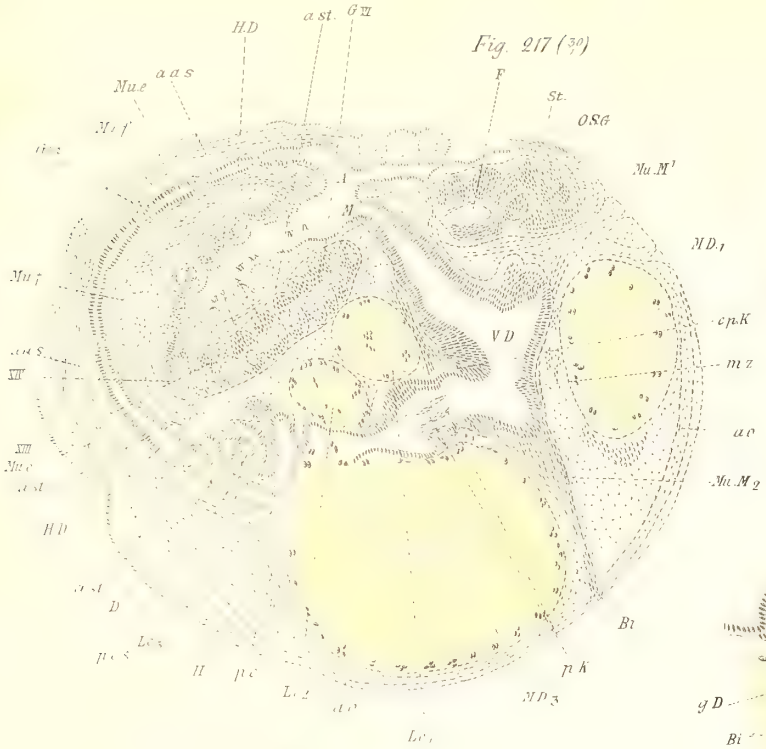


Fig. 217 (30/1)

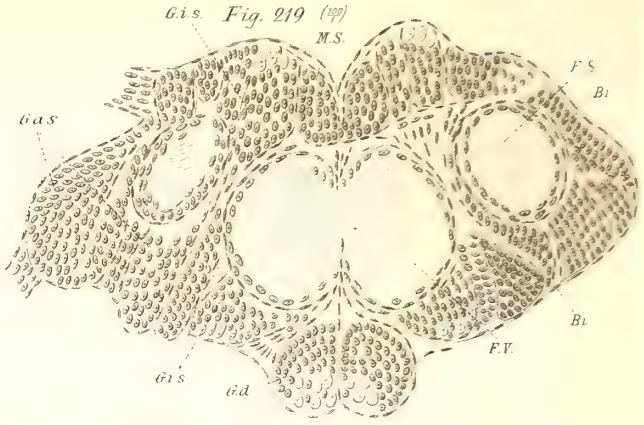


Fig. 219 (100/1)

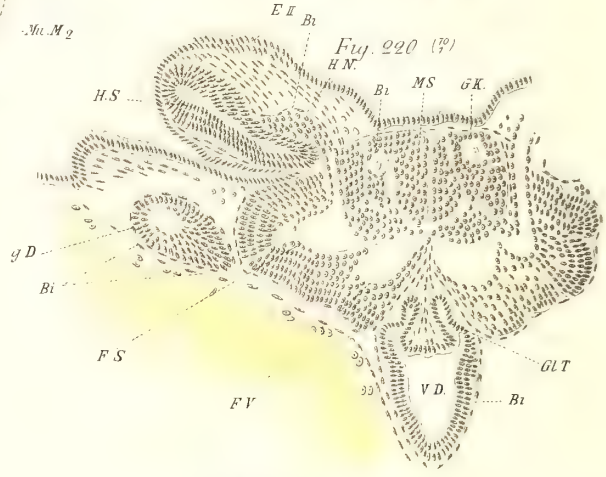


Fig. 220 (70/1)

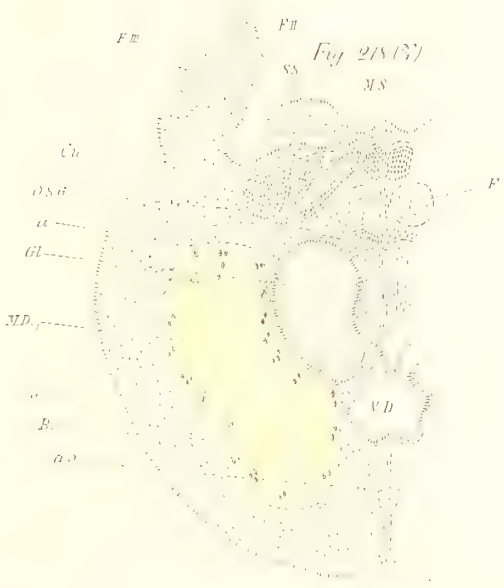


Fig. 218 (50/1)

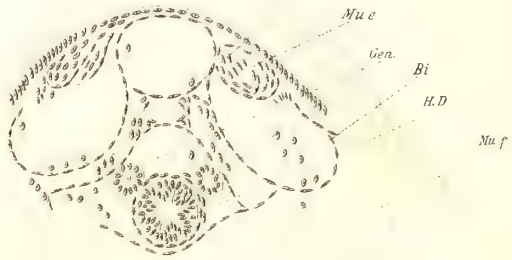


Fig. 227 (100/1)

Fig. 221 (50/1)

Fig. 228 (50/1)

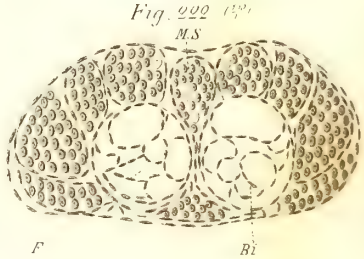


Fig. 222 (50/1)

Fig. 223 (20/1)

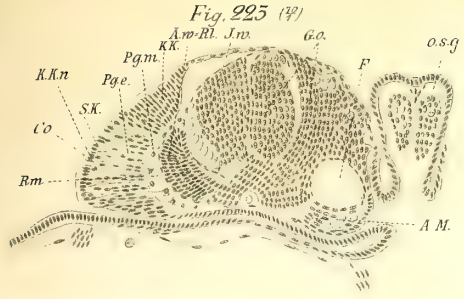


Fig. 224 (120/1)

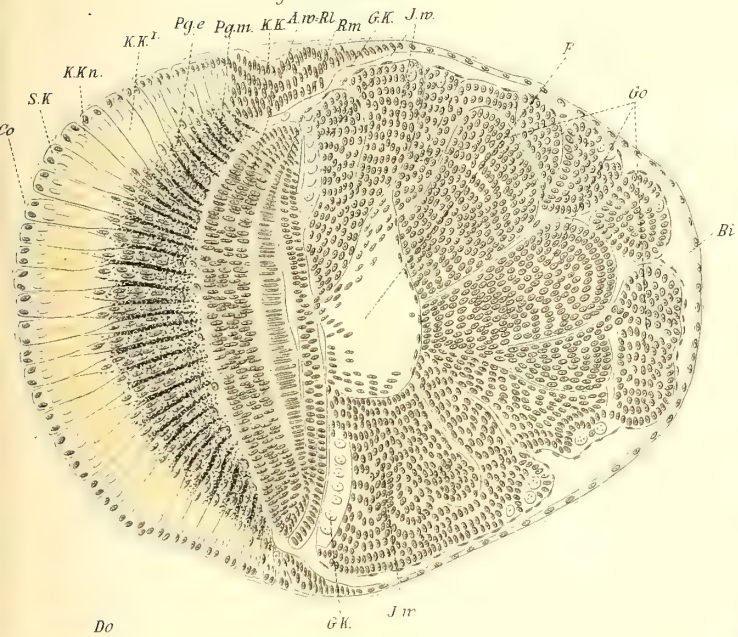


Fig. 225 (120/1)

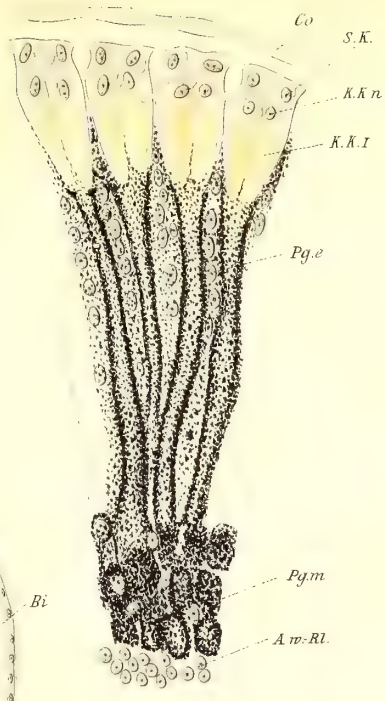


Fig. 229 (120/1)

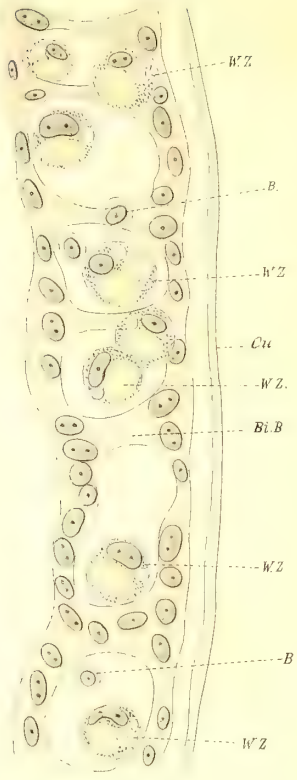


Fig. 226

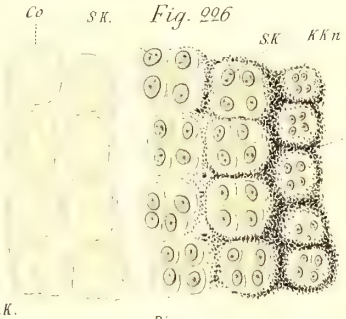


Fig. 230 (120/1)

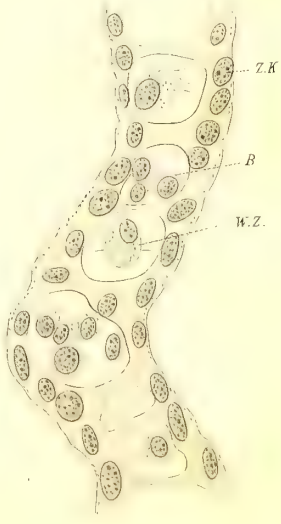


Fig. 231 (120/1)

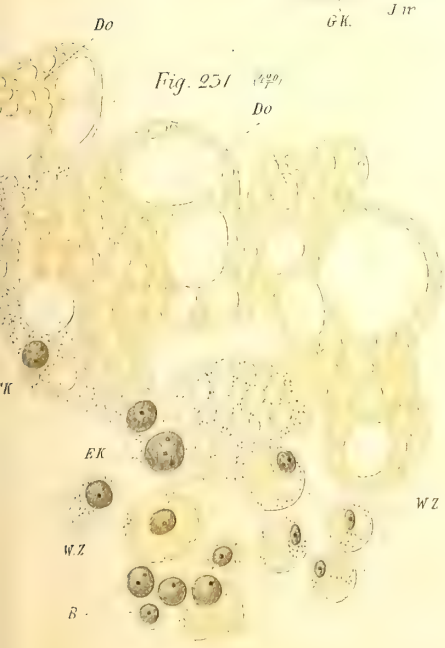


Fig 232 (120/1)

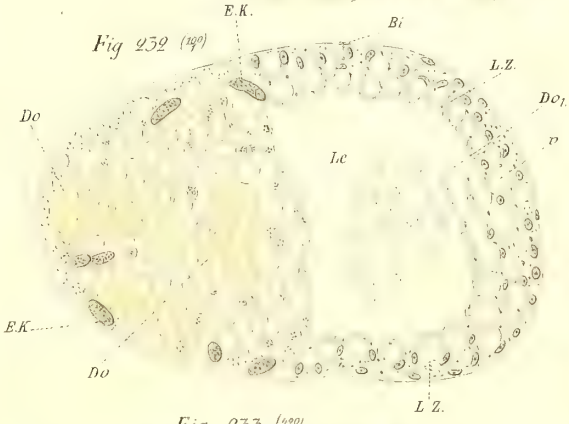
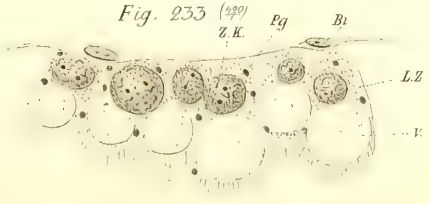
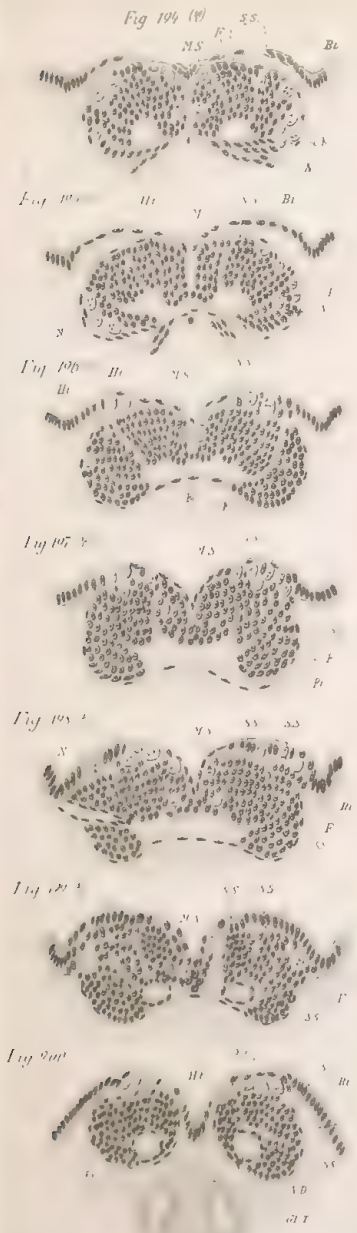
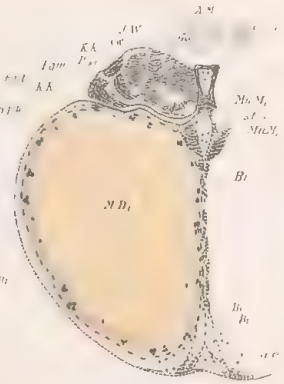


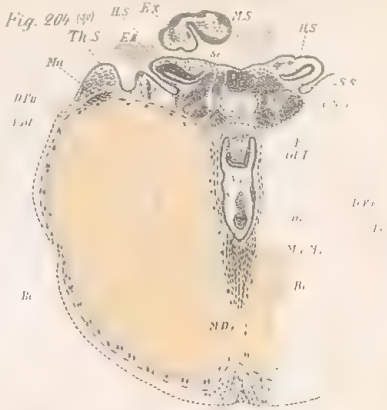
Fig. 233 (120/1)

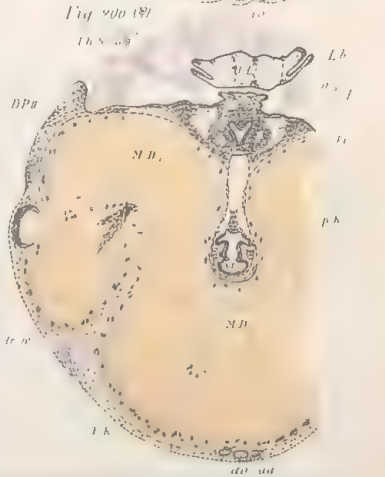


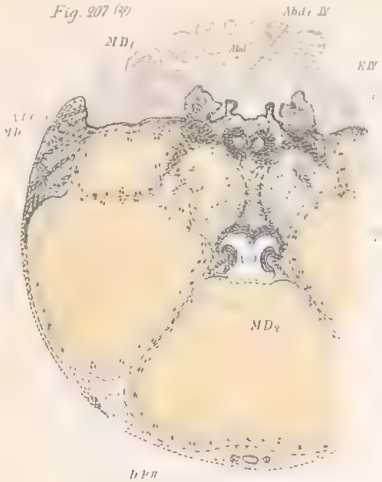
Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt a. M.

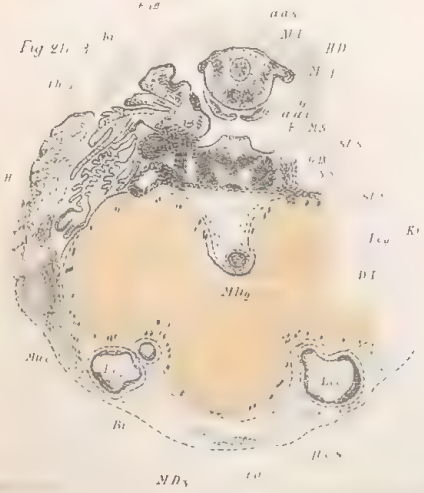


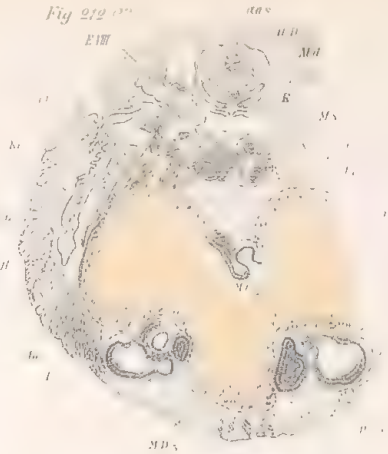


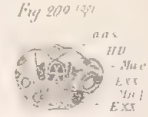


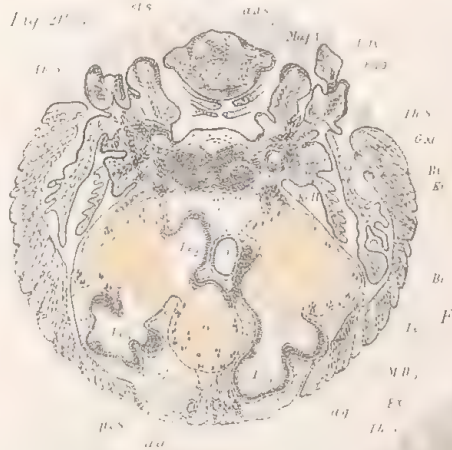


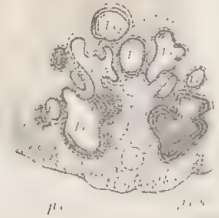












Lith Anst v Werner & Winter Frankfurt a/M

54/CD.-

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00569 1746